АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Р249

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ L

2

8

АВГУСТ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1965 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Почетный президент Всесоюзного ботанического общества *акад. В. Н. Сукачев, Е. Г. Бобров, П. А. Генкель, М. М. Голлербах*, действ. член ВАСХНИЛ *П. М. Жуковский, О. В. Заленский, М. М. Ильин, Л. В. Кудряшев, М. В. Культиасов*, чл.-корр. АН СССР *В. Ф. Купревич* (главный редактор), чл.-корр. АН СССР *Е. М. Лавренко, Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов, Л. Е. Родин, В. П. Савич, С. Я. Соколов*, чл.-корр. АН СССР *В. Б. Сочава, В. В. Суворов*, чл.-корр. АН АрмССР *А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров* (зам. главного редактора), *А. И. Толмачев*, действ. член АН БССР *Н. В. Турбин, С. Н. Тюремнов, Ан. А. Федоров, А. А. Юнатов, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

Honorary president of the Botanical Society of the USSR acad. *V. N. Sukachev, E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, P. A. Henkel, M. M. Hollerbach, M. M. Iljin, L. V. Kudryashov, M. V. Kultiasov, V. F. Kuprevicz* (Editor-in-Chief), *E. M. Lavrenko, D. V. Lebedev, G. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov, L. E. Rodin, V. P. Savicz, V. B. Soczava, S. Y. Sokolov, V. V. Suvorov, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov* (Associate Editor), *S. N. Tiuremnov, A. I. Tolmachev, N. V. Turbin, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *A. A. Yunatov, O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky.*

Адрес Редакции: Ленин
Всесоюзное ботаническое обществ

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА
им Горького
М Г У

n.57-23-66

4

УДК 581.9 : 551.453

Е. Г. Бобров

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ФЛОРЫ ПУСТЫНЬ СТАРОГО СВЕТА В СВЯЗИ С ОБЗОРОМ РОДА *NITRARIA* L.

С 2 рисунками

(Получено 1 III 1965)

В 1761 г. в «Новых комментариях» Петербургской академии наук была помещена статья Линнея под названием «Nitraria planta obscura explicata» (Загадочное растение селитрянка разъяснено). Это растение, известное еще Шоберу, собравшему его семена, и охарактеризованное Амманом, почти 30 лет оставалось загадочным, так как не были известны его цветки, хотя исследователи долгие годы выращивали его в своих садах.

В своей статье Линней сообщает, что он никак не мог довести растение до цветения и только специальное засоление почвы привело его к успеху. Растение, выращиваемое на засоленной почве, зацвело, цветки его были, наконец, изучены, и оно нашло себе место рядом с родом *Peganum*, получив название *Nitraria* (селитрянка), предложенное еще Шобером. Род этот был установлен в 1759 г., когда и началась его литературная история. То обстоятельство, что в нашем очерке (Бобров, 1946) об азиатских видах рода *Nitraria* L. достаточно подробно было сказано о первоначальной истории изучения рода и о вопросах, касающихся типификации и номенклатуры, позволяет нам здесь их не касаться и ограничиться самыми краткими данными.

К началу XIX в. были известны два азиатских вида — *N. schoberi* L. и *N. sibirica* Pall. и два африканских — *N. retusa* (Forsk.) Aschers. и *N. senegalensis* Lam. Вскоре (1828 г.) была открыта и австралийская селитрянка *N. billardieri* DC.

В половине XIX в. Жобер и Шпах разделили род на две секции, что было вполне справедливо, ошибочно описали два вида с Ближнего Востока и сделали еще одну большую ошибку, отнеся сенегальскую селитрянку (*N. senegalensis* Lam.) в синонимы *N. retusa* (Forsk.) Aschers. Эту грубую ошибку Жобера и Шпаха повторил Буасье, в результате чего существование в северо-западной Африке особого вида селитрянки более 100 лет не замечалось.

В 1871 г. Траутфеттер отличил красноводскую селитрянку как разновидность (*N. schoberi* var. *polygama* Trautv.), которой Ильин и Лява (1945 г.) придали ранг вида — *N. komarovii* Iljin et Lava.

В 1883 г. К. И. Максимович описал по сборам Н. М. Пржевальского из Центральной Гоби совершенно удивительный вид *N. sphaerocarpa* Maxim. с шаровидно вздутыми сухими костянками. Из Центральной же Азии в 1909 г. В. Л. Комаров описал еще одну селитрянку — *N. roborowskii* Kom., отличающуюся гигантизмом, самостоятельность которой не подвергалась до настоящего времени сомнениям. Мы полагаем, однако, что это есть лишь экологическая форма *N. sibirica* Pall.

В 1946 г. автор этого исследования описал с юго-востока пустынь Центральной Азии тангутскую селитрянку *N. tangutorum* Bobr., на которую обратил внимание еще Пржевальский. Этот же исследователь обратил внимание на селитрянку в южной части пустыни Алашань, заметно отличающуюся от известных видов. Существование особого вида *Nitra-*

ria в Алашани было предсказано энтомологом Ф. К. Лукьяновичем, описавшим отсюда особый вид жука (Rhaebus komarovii Lukian.), для которого эта, не описанная еще ботаниками селитрянка, является, как предполагалось, кормовым растением. По-видимому, эта самая селитрянка была собрана в 1957 г. М. П. Петровым; она обнаружена мною в его сборах и описывается здесь как особый вид, предсказанный Лукьяновичем, — *N. praevisa* Bobr. Такова короткая и внешне очень несложная история изучения рода, вернее история изучения его видового состава. История эта, по необходимости краткая, кажется нам достаточной, для того чтобы быть введением к краткому же обзору видов всего рода, каковым он нам представляется в настоящее время.

Nitraria L.

L. Sp. pl. (1753), 1022, nomen in observ.; L. Syst. Nat. ed. 10, 11 (1759) 1044; L. in Novi Comm. Acad. Petrop., VII (1761) 315, tab. X; Jaub. et Spach, Illustr. pl. or., IV (1847—1850) 140; Kom. в Тр. Петерб. бот. сада, XXIX, 1 (1908) 151; Engler in Pflanzenfam., 19a (1931) 178; Бобров в Сов. бот., XIV, 1 (1946) 24.

BREVIARIUM SPECIERUM

1. Folia spathulata vel cuneata apice integra vel 3—5-crenato-dentata; stipulae persistentes . . . . 10. *N. retusa* (Forsk.) Aschers.
(Habitat in Mauritania, Senegambia et in regione Saharo-Sindensi).
+ Folia obovata, oblanceolata vel linearia apice integra, rarissime 1—2-dentata; stipulae deciduae, membranaceae . . . . 2.
2. Drupa subsicca inflata globosa; putamen angustum subfusiforme . . . . 5. *N. sphaerocarpa* Maxim.
(In desertis Gobi centralis, Alaschan et in Kaschgaria orientali).
+ Drupa succosa ovoidea; putamen ovato-conicum . . . . 3.
3. Folia in genere ampliora, tum integra tum apice 1—2-dentata; drupa major, putamen 10—18 mm longum; frutex 1—1.5 m alt. . . . 2. *N. roborowskii* Kom.
(Kaschgaria orientalis, Mongolia occidentalis, Alaschan).
+ Folia omnia integra, apice obtusa, rarius acutiuscula . . . . 4.
4. Drupa minor, succo coerulescente, putamen parvum, ovoideum . . . . . . .5.
+ Drupa major succo rubescente pallido, putamen acuminatum ovoideum . . . 7.
5. Folia propter pubescentiam densam argyracea; calyx dense pilosus, petala ovariumque extus pilosa . . . . 4. *N. praevisa* Bobr.
(Deserta Alaschan).
+ Planta minus pilosa vel subglabra; petala glabra . . . . 6.
6. Frutex 0.5, rarius usque ad 1 m altus, folia oblanceolata parva . . . . 1. *N. sibirica* Pall.
(Incolit praecipue regiones montanas Asiae Mediae ac Centralis a Kasachstania usque ad peninsulam Laodun et a Transbaicalia versus montes Tibetanos).
+ Frutex 1—2 m altus, folia oblongo-spathulata duplo-quadruplo majora, drupa majuscula . . . . 3. *N. tangutorum* Bobr.
(Haec species distributa per terram Tangutorum — in montibus Tibetanis boreali-orientalibus, ad cursum supremum ac medium fluminis Chuanche, in terra Ordos et in m. Alaschan adjacentibus).
7. Plantae desertorum Eurasiae . . . . 8.
+ Plantae desertorum Australiae et Saharae sept.-occidentalis . . . . 9.
8. Folia oblongo-spathulata vel obovata . . . . 6. *N. schoberi* L.
(Haec planta magis distributa in planitiebus desertorum Aralo-Caspicorum, deinde orientem ac meridiem versus ad fines Asiae Mediae, in occidente Romaniam australem, Tauriam, Transcaucasiam et Syriam borealem contingit).
+ Folia longiora lineari-spathulata basi longius angustata, inflorescentia gracilior . . . . *N. komarovii* Iljin et Lava.
(Litora maris Caspii; Turcomania occidentalis, ad Volgam inferiorem et peninsula Apscheron).
9. Folia angusta apice vix acuminata; putamen conico-ovoideum . . . . 9. *N. billardieri* DC.
(Savannae aridae et deserta Australiae austro-occidentalis).
+ Folia cuneato-obovata; putamen subtrigonum . . . . . 8. *N. senegalensis* Lam.
(Deserta et savannae aridae in Sahara sept.-occidentalis, Mauritania et in Senegambia).

ОБЗОР ВИДОВ

1. Л. лопатчатые или клиновидные, вверху цельные или 3—5-городчато-зубчатые; прилистники остающиеся . . . . 10. *N. retusa* (Forsk.) Aschers.
(Распространен в Сенегале, Мавритании и Сахаро-Синдской области).
+ Л. обратнояйцевидные, обратноланцетные или линейные, вверху цельные, очень редко 1—2-зубчатые; прилистники пленчатые, опадающие . . . . 2.
2. Костянка почти сухая, вздутая, шаровидная; косточка узкая, почти веретеновидная . . . . 5. *N. sphaerocarpa* Maxim.
(Центральная Гоби, Алашань и Восточная Кашгария).
+ Костянка сочная, овальная; косточка яйцевиднокоs ническая . . . . 3.
3. Листья наиболее крупные из всех видов рода, то цельные, то вверху 1—2-зубчатые; костянка крупная, косточка 10—18 мм дл.; кустарник 1—1.5 м выс. . . . . 2. *N. roborowskii* Kom.
(Восточная Кашгария, западная Монголия, Алашань).
+ Все листья цельные, вверху тупые, реже заостренные . . . . 4.
4. Костянка небольшая, с темным синим соком, косточка маленькая, яйцевидная . . .5.
+ Костянка более крупная, с бледным красноватым соком, косточка более крупная, яйцевидная, заостренная . . . . 7.
5. Листья серебристые от густого опушения; чашечка густо волосистая; лепестки снаружи волосистые, как и завязи . . . . 4. *N. praevisa* Bobr.
(Пустыня Алашань. Китай: районы Чорунвэй, Ланьчжоу; Монголия: южная Гоби, аймак Ноян).
+ Растение сравнительно мало опушенное; лепестки голые . . . . 6.
6. Кустарник 0.5, реже до 1 м выс., листья обратноланцетные, мелкие. . . . . 1. *N. sibirica* Pall.
(Преимущественно горные области Средней и Центральной Азии, от Казахстана до Ляодунского полуострова и от Забайкалья до северной окраины Тибета).
+ Кустарник 1—2 м выс., листья продолговатоланцетные, в два-четыре раза более крупные; костянка и косточка более крупные . . . 3. *N. tangutorum* Bobr.
(Сев.-восточный Тибет, среднее течение Хуанхэ, Ордос и Алашань).
7. Растения пустынной Евразии . . . . 8.
+ Растения пустынной Австралии и сев.-зап. Сахары . . . . 9.
8. Листья продолговатолопатчатые или обратнояйцевидные. . . 6. *N. schoberi* L.
(Пустынные равнины Арало-Каспия, откуда достигает на юге пределов Средней Азии, а на западе Крыма, южных Карпат и северной Сирии).
+ Листья более длинные, линейнолопатчатые, к основанию постепенно сужающиеся; соцветия более тонкие . . . . 7. *N. komarovii* Iljin et Lava.
(В западной Туркмении, в устье Волги и на Апшеронском полуострове).
9. Листья узкие, вверху едва заостренные; косточка конически яйцевидная. . . . . 9. *N. billardieri* DC.
(Сухие саванны и пустыни юго-зап. Австралии).
+ Листья клиновидно обратнояйцевидные; косточка почти трехгранная. . . . . 8. *N. senegalensis* Lam.
(Северо-западная Сахара, Мавритания и Сенегал).

Sect. 1. *Nitraria.* — sect. II. Jaub. et Spach, Illustr. pl. or., III (1847—1850) 140. — Листья обратнояйцевидные, обратноланцетные или линейные, вверху цельные, очень редко 1—2-зубчатые; прилистники пленчатые, опадающие.

Тип секции — *N. schoberi* L.

Ser. I. *Sibiricae* Bobr. — Drupa minor succo coerulescente, putamen parvum ovoideum.

Костянка небольшая, с темным синим соком; косточка маленькая, яйцевидная.

1. *N. sibirica* Pall. Fl. ross., I (1784) 80; Poir. in Lam. Encycl., IV (1798) 493, p. p.; Бобров в Сов. ботан., XIV, 1, 26; Фл. СССР, XIV, 197. — *N. schoberi* auct. non L.: Ldb. Fl. alt., II (1830) 202; Turcz. Fl. baic.-dah., I, 439; Maxim. Enum. pl., I, 121; Крыл. Фл. зап. Сиб., VIII, 1851; Ком. Фл. Маньчж., III, 822. — *N. schoberi* ssp. *sibirica* (Pall.) Kitag. in Rep. Inst. Sc. Res. Manch., IV, 7 (1940) 95. — *N. schoberi* var. *globicarpa* Kitag. in Tokyo Bot. Mag., XLVIII (1934) 102. — *N. schoberi* var. *sibirica* Pall. ex Hand.-Mazz. in Oest. Bot. Zeitschr., 88 (1939) 303. — *N. schoberi* α. *sibirica* DC. Prodr., III (1828) 456. — *N. schoberi* β. *sibirica* Pall. ex Kom. в Тр. Петерб. бот. сада, XXIX, I (1908) 155. — *N. sphaerocarpa* Kozloff in Journ. Jap. Bot., XV (1939) 127 non Maxim., sec. Hand.-Mazz. l. c. — Icon.: Pall. l. c., tab. L, A; Gmel. Fl. Sib., II, tab. XCIII.

Описан по сборам Стеллера из района Баргузина. В качестве типа можно рассматривать рисунки у Гмелина и Палласа.

Ареал вида (рис. 1, *1*) простирается от верховьев Тобола, района Карсакпая и Тянь-Шаня на западе, до Ляодунского полуострова на востоке и от Забайкалья до северной окраины Тибета. Вид распространен преимущественно в горных странах Средней и Центральной Азии, причем в Советском Союзе лежит северо-западная часть его ареала.

2. *N. roborowskii* Kom. в Тр. Петерб. бот. сада, XXIX, 1 (1908) 168, табл. IV; Бобров в Сов. бот., XIV, 1 (1946) 24, 27.

Описан по сборам Роборовского из оазиса Черчен в Кашгаре. Тип в Ленинграде.

Это растение было до недавнего времени известно из двух пунктов Кашгарии и одного в пустыне Шаргин-Гоби в зап. Монголии. Типовые образцы были собраны Роборовским на влажной глинисто-солонцеватой почве оазиса. М. Г. Попов собрал эту селитрянку в северной Кашгарии на берегу озера Баграч-Куль, а Е. Г. Победимова — в Монголии близ озера Шаргин-Цаган-Нор.

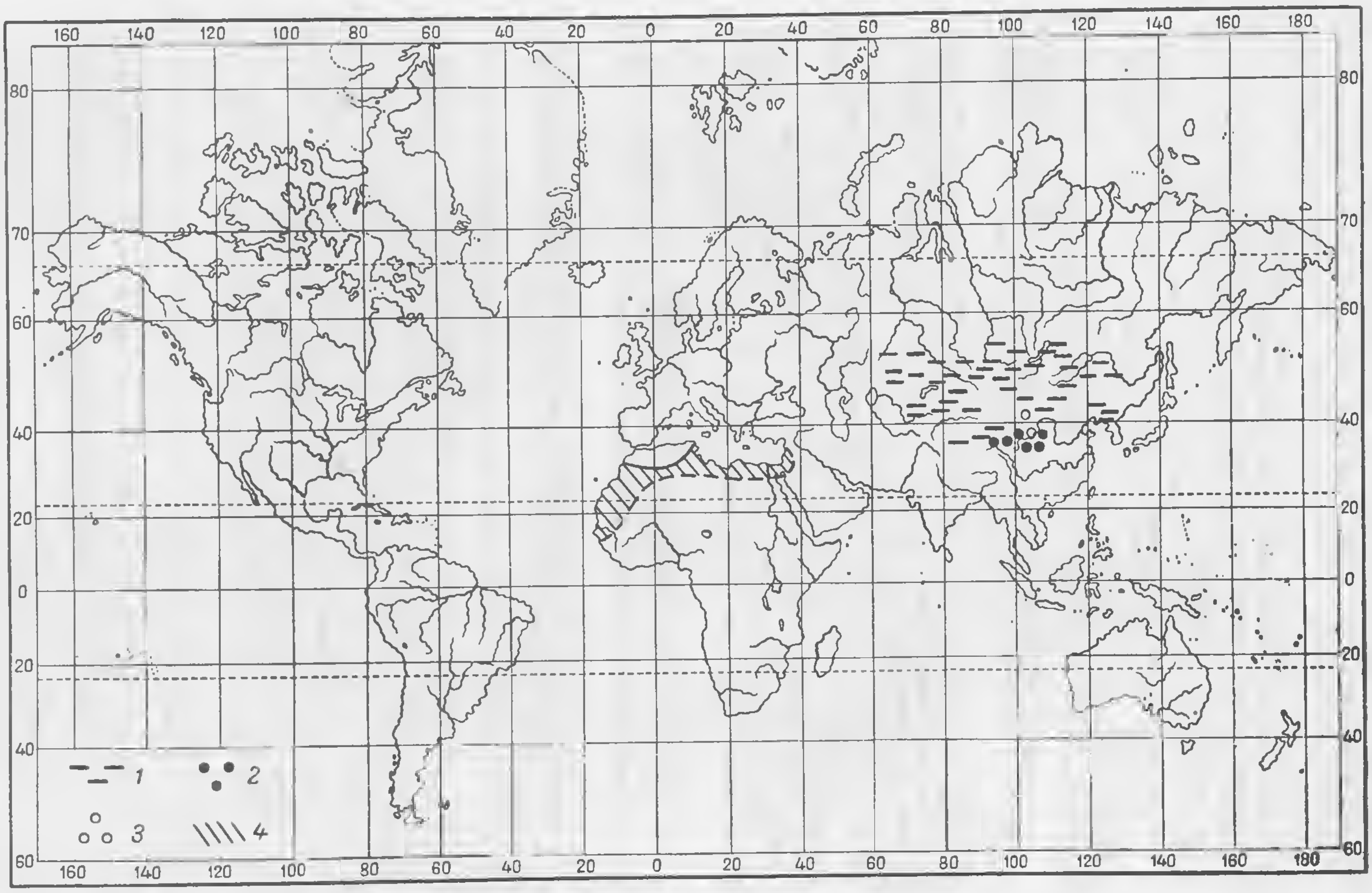


Рис. 1. Ареалы видов ряда *Sibiricae*: *Nitraria sibirica* Pall. (*1*), *N. tangutorum* Bobr. (*2*), *N. praevisa* Bobr. (*3*), а также ареал *N. retusa* (Forsk.) Aschers. (*4*).

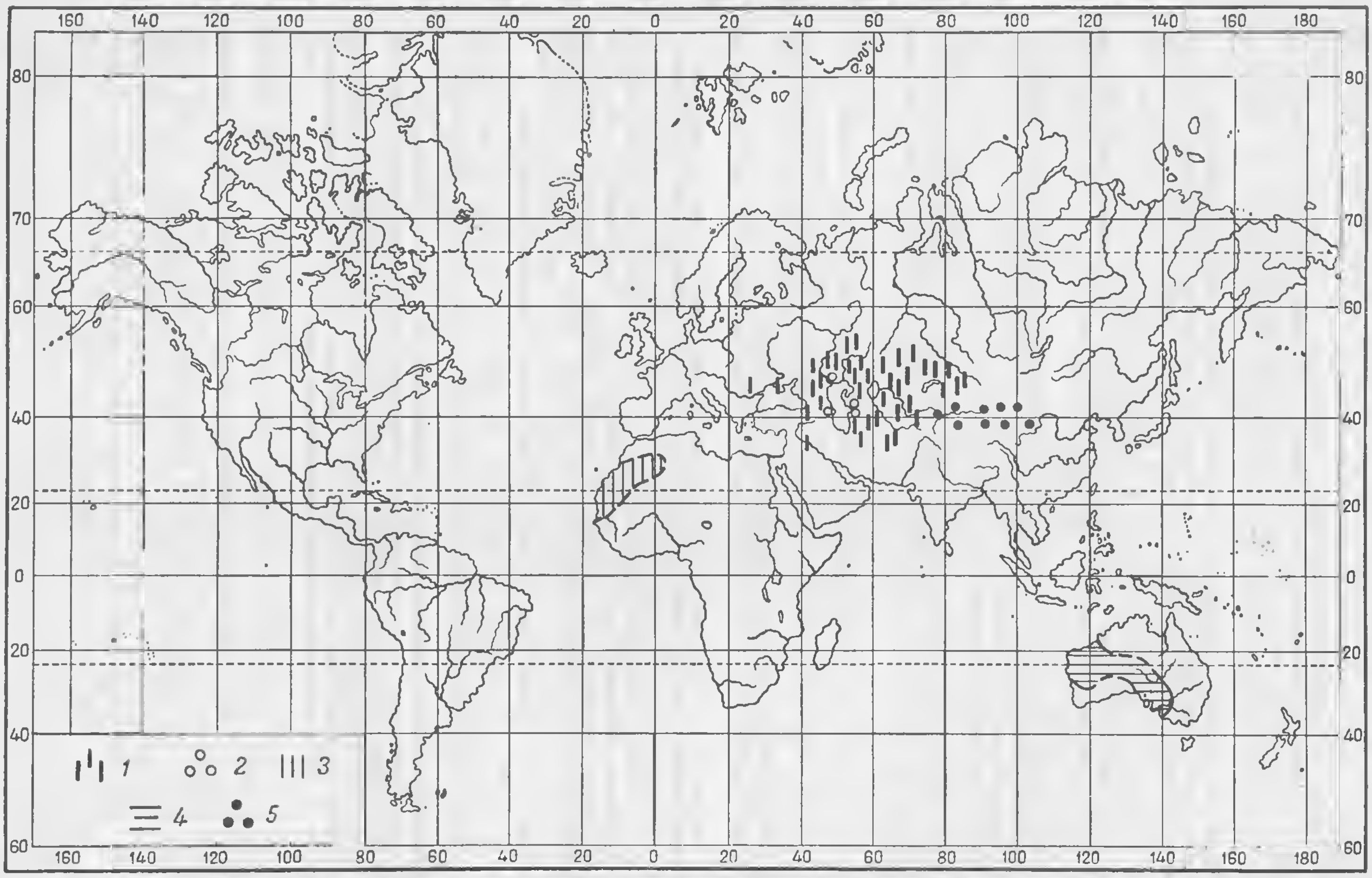


Рис. 2. Ареалы видов ряда *Schoberianae*: *Nitraria schoberi* L. (*1*), *N. komarovii* Iljin et Lava (*2*), *N. senegalensis* Lam. (*3*), *N. billardieri* DC. (*4*), а также ареал *N. sphaerocarpa* Maxim. (*5*).

В последние годы селитрянку, отвосимую к этому виду, неоднократно собирал в южной Монголии В. И. Грубов, а в пустыне Алашань — М. П. Петров. Местообитания, отмеченные названными авторами: солончаки, а также сухие опесчаненные русла и сухие русла с тростником, т. е. участки с временным водотоком. Нельзя не заметить того, что все находки *N. roborowskii* относятся к сравнительно благоприятным по увлажнению местообитаниям. Если же принять во внимание, что эта селитрянка отличается от сибирской только количественными признаками (гигантизм!), то следует отказать ей в видовой самостоятельности и квалифицировать ее как экологическую форму — *N. sibirica* f. *majus* m.

Мы оставляем эту критическую селитрянку в перечне видов рода только из-за того, что в коллекциях мало материала, а коллекторы придают ей видовой ранг.

3. *N. tangutorum* Bobr. в Сов. бот., XIV, 1 (1946) 24, 26; Maxim, Fl. Tangut., I (1889) 102, pro *N. schoberi*.

Описан по сборам Ладыгина из восточного Цайдама. Тип в Ленинграде.

Ареал этого вида (рис. 1, *2*) расположен на юго-восточной окраине азиатской части ареала рода. Растение распространено в восточном Цайдаме, у западной окраины и подножий хребтов Наньшань, Кукунор и Бурхан-Будда, а также в верхнем течении р. Хуан-Хэ, в южной части пустыни Алашань и в Ордосе.

4. ***N. praevisa*** Bobr. sp. n. (series *Sibiricae*). A speciebus omnibus seriei *Sibiricae* notis sequentibus bene differt: folia propter pubescentiam densam argyracea, calyx dense pilosus, petala ovariumque extus pilosa.

Speciei typus: China, prov. Ganjsu 67 km septentrionem versus ab urbe Lanjchshou, deserta arenoso-schistosa, 29 VI 1957 № 9, legit M. P. Petrov; specimen typicum in herbario Leninopolitano conservatur.

Habitat in desertis Alaschan.

Entomologus Lukianovitch anno 1939 speciem novam alaschanicam — Rhaebum komarovii Lukian. (Coleoptera, Bruchidae) descripsit. Hic investigator attentus nostram Nitrariam novam alaschanicam praevidit. *Nitraria* ea Rhaebi komarovii planta nutriens probabiliter est.

От других видов этого рода хорошо отличается: листья серебристые от густого опушения, чашечка густоволосистая, лепестки снаружи, а также и завязь волосистые.

Тип вида: Китай, пров. Ганьсу, в 67 км к северу от г. Ланьчжоу, в песчано-щебнистой пустыне, 29 VI 1957, собр. М. П. Петров; типовые образцы хранятся в гербарии Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

Распространен (рис. 1, *3*) в пустыне Алашань, в китайской и монгольской ее частях.

Энтомолог Ф. К. Лукьянович (1939) открыл и описал в 1939 г. новый вид жука — Rhaebus komarowii Lukian. (Coleoptera, Bruchidae). Этот внимательный исследователь предсказал существование в пустыне Алашань неописанного вида селитрянки, по-видимому, являющейся кормовым растением нового жука. Селитрянка эта была собрана М. П. Петровым, посетившим в 1957 г. алашаньскую Гоби. По указанию Н. М. Пржевальского (жук описан по его сборам), в южной Алашани встречается селитрянка со зрелыми плодами розового или розовато-палевого цвета. Образцы селитрянки, которые следует отнести к *N. praevisa* m., были собраны в цвету, почему у нас нет уверенности в том, что об этом же виде идет речь и у Пржевальского (1883).

5. *N. sphaerocarpa* Maxim. in Mél. Biol., XI (1883) 657; Maxim. Enumer. plant., I, 121; Ком. в Тр. Петерб. бот. сада, XXIX, 1, 171. — Icon.: Maxim. Enumer. plant., tab. XII, fig. 11—22.

Описан по сборам Пржевальского из Хамийской Гоби. Тип в Ленинграде.

Распространен (рис. 2, *5*) в южных равнинных районах Центральной Азии от восточной Кашгарии до пустыни Алашань и долины Хуан-Хэ включительно.

Этот вид по шаровидной и вздутой сухой костянке, с веретеновидной косточкой, отличается так значительно, что не может быть отнесен ни к тому, ни к другому видовому ряду, занимая в секции обособленное положение.

Series 2. *Schoberianae* Bobr. — Drupa major succo rubescente pallido, putamen acuminatum ovoideum.

Костянка крупная, с бледным красноватым соком; косточка крупная, яйцевидная, заостренная.

6. *N. schoberi* L. Syst. Nat., ed. 10, II (1759) 1044; Ledeb. Fl. ross., I, 505, p. p.; Boiss. Fl. or., I, 919; Бобров в Сов. бот., XIV, 1, 24, 27; Фл. СССР, XIV, 197; Fl. reip. pop. Rom., VI (1958) 179. — *N. schoberi* var. *caspica* Pall. Fl. ross., I (1784) 79; Ком. в Тр. бот. сада, XXIX, 1, 155. — *N. schoberi* β. Willd. Sp. pl., II (1800) 858. — *N. schoberi* β. *caspica* DC. Prodr., III (1828) 456. — *N. caspica* Willd. nom. ex Ledeb. l. c. — *N. olivieri* Jaub. et Spach, Illustr., III (1847—1850) 143. — Icon.: Pall. l. c., L, B; Jaub. et Spach. l. c., tab. 295. — Exs.: Herb. Fl. cauc, № 81.

Описан по культурным образцам с нижней Волги. Тип в гербарии Линнея. Основная область распространения вида (рис. 2, *1*) — Арало-Каспийский край, т. е. низменности Прикаспийская и Туранская, с развившимися здесь и на прилежащих территориях, разрушенных третично-меловых плато, песчано-солончаковыми пустынями. На востоке вид проникает в Кашгарию и китайскую Джунгарию, на севере — в Казахскую складчатую страну, где контактирует с *N. sibirica*, на юге проникает в Афганистан и северный Иран, на юго-западе — в Закавказье, а на юге достигает Сирии.

До недавнего времени наиболее западными считались местонахождения *N. schoberi* в восточном Крыму, расположенные далеко от прикаспийских. Однако недавно этот вид обнаружен еще в южной Румынии, почти на 1000 км западнее. Здесь он распространен только в одном небольшом районе Поличора, в округе Плоешти, где растет вокруг грязевых вулканов. Возможность существования селитрянки здесь, в отрогах южных Карпат, связана, очевидно, с соленосностью почвогрунтов. Можно рассматривать это неожиданно далекое на западе местонахождение *N. schoberi* и в историческом плане. А. Н. Криштофович (1954) указывал, что «Азиатская засушливая область, то сокращаясь, то расширяясь и изменяя свои очертания, в мэотический век достигала северо-западных берегов Черного моря и временами Карпат». В связи со сказанным, румынские местонахождения *N. schoberi* можно рассматривать как реликтовые, свидетельствующие о проникновении в верхнем миоцене элементов флоры пустыни далеко на запад в современную Европу.

Можно предположить, однако, что ареал селитрянки простирался по южной Европе до крайнего запада. Отсюда она могла проникнуть в северо-западную Африку, где, как теперь выяснилось, распространена селитрянка (*N. senegalensis* Lam.) из этого же видового ряда.

Местонахождения в восточном Крыму и в южной Румынии, оторванные от Каспийской низменности, первое на 1000 км, а прикарпатское еще на 1000, следует рассматривать как остаточные, свидетельствующие о прошлом распространении селитрянки далеко на запад.

О том, когда это было, мы можем говорить только предположительно. Известно, однако, что в плювиальное время (отвечает ледниковому периоду в Европе) существовали широкие возможности для проникновения евразиатских форм в северную Африку. Возможности эти были использованы и растениями и животными, чему есть немало доказательств.

7. *N. komarovii* Iljin et Lava в журн. Природа (1944) 5—6, 117, фиг.1; Бобров в Сов. бот., XIV, 1 (1946) 24, 28; Фл. СССР, XIV, 198; Лява в Изв. Туркм. фил. АН СССР (1948) 1, 54. — *N. schoberi* var. *polygama* Trautv. в Тр. Петерб. бот. сада, 1 (1871) 25.

Описан из окр. Красноводска. Тип в Ленинграде.

Вид распространен (рис. 2, *2*) на прибрежных песках южного Каспия на восточном его берегу, известен, однако, и на западном берегу — на Апшеронском полуострове и в устье Волги.

8. *N. senegalensis* Lam. Encycl., IV (1797) 493, Illustr., II (1823) 403, f2; DC. Prodr. III (1828) 456. — *N. schoberi* auct. fl. Afr. occ. non L.: Oliver, Fl. of trop. Afr., I (1868) 288.

Описан из Сенегала по сборам Русийона (Roussillon). Тип в Париже.

Этот вид, по-видимому, широко распространен (рис. 2, *3*) в сухих саваннах и пустынях западной Африки — в Сенегале и Мавритании, а также в западной Сахаре, от нижнего течения Сенегала до подножия сахарского Атласа на севере.

Жобер и Шпах (1850 г.) ошибочно отнесли *N. senegalensis* Lam. в синонимы *N. retusa* (Forsk.) Aschers. Ошибку названных авторов повторил Буасье, за которым последовали и другие. Таким образом, на протяжении более 100 лет существование этого вида отрицалось.

N. senegalensis Lam. × *N. retusa* (Forsk.) Aschers. — *N. schoberi* var. *faurei* Maire in Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 27, 7 (1935) 195; Ozenda, Fl. Sah. (1958) 323, fig. 109.

Описан как разновидность из района Бени-Униф в юго-западном Алжире. Тип в гербарии Фора в Алжире.

Гибридные экземпляры известны из засоленной пустыни в Оранской провинции Алжира и прилежащей части юго-вост. Марокко.

Исследуя образцы селитрянки, лично собранные им в классическом местонахождении «разновидности», т. е. в районе Beni Ounif (у южного подножья Сахарского Атласа близ Марокканской границы), Герд Резе (Reese, 1958) изучил материнские клетки их пыльцы и пыльцу, в сравнении с таковой из Закавказья и Маньчжурии, т. е. в сравнении с настоящей *N. schoberi* и *N. sibirica* Pall. Он пришел к выводу, что образцы из Beni Ounif относятся к гибридному растению.

Пыльца эта оказалась на 65% испорченной и стерильной. На каждую пыльцевую тетраду приходилось два жизнеспособных, два стерильных и два мелких пыльцевых зерна. Исследованное растение было полиплоидом ($2n=96$ или 84; при основном числе $n=12$). Гибридность этих растений можно было угадать и по их облику, как об этом сообщает Резе. Черты *N. retusa* проявились в коротком опушении наружной стороны лепестков гибрида. Действительно, у *N. retusa* лепестки снизу сильно волосистые, тогда как у видов ряда *Schoberianae* они голые или почти голые, а сильно опушены только у одного центральноазиатского вида — *N. praevisa*.

9. *N. billardieri* DC. Prodr., III (1828) 456. — *N. schoberi* auct. fl. Australiae non L.: Benth. Fl. austr., I (1863) 291; Black, Fl. of s. Austr., II (1924) 322, fig. 153 A, B; Ewart, Fl. of Vict. (1930) 689.

Описан по сборам Лабийярдье (La Billardiere) из Новой Голландии. Тип в Женеве. Распространен (рис. 2, *4*) в Австралии, в юго-западной части континента, в области сухой саванны и засоленной полупустыни.

Растение это, по нашей просьбе, было собрано докт. Каролином (R. C. Carolin), куратором Сиднейского университетского гербария. Каролин очертил ареал этого вида, указав при этом на неясность отдельных частей его границы.

Sect. 2. *Tridentatae* Iljin (Мат. по ист. Фл. и раст., III, 1958, 192) sect. n. — Sect. I. Jaub. et Spach, Illustr. pl. or., III (1847—1850) 140. — Листья лопатчатые или клиновидные, вверху цельные или 3—5-городчато-зубчатые; прилистники остающиеся.

Тип секции — *N. retusa* (Forsk.) Aschers.

---

10. *N. retusa* (Forsk.) Aschers. in Verh. Bot. Ver. Brandenb., 18 (1876) 94; Engl. in Pflanzenfam., 19a (1931) 178, fig. 85, H-P; Hutch. a. Dalz. Fl. West Trop. Afr., I, 2 (1958) 363; Ozenda, Fl. Sah. (1958) 322, f. 109. — *Peganum retusum* Forsk. Fl. Aegipt.-Arab. (1775) 211. — *N. tridentata* Desf. Fl. Atlant., I (1800) 372; Jaub. et Spach, Illustr., III (1847—1850) 141, tab. 293. — *N. sericea* Jaub. et Spach, l. c., 142, tab. 294. — *N. senegalensis* auct. non L.: Berhaut, Fl. Sénégal (1954) 135, tab. 13, 1.

Описан из Египта по сборам Форскола. Тип в Лондоне.

Распространен (рис. 1, *4*) по сухим саваннам и пустыням Сенегамбии и Мавритании от нижнего течения Сенегала, а также в западной Сахаре и по всей северной части Сахары до Аравии и южной Палестины, т. е. в Сахаро-Синдской пустынной области.

Как это можно видеть из обзора, род *Nitraria* L. разделяется на две секции. К монотипной секции *Tridentatae* относится единственный вид *N. retusa* (Forsk.) Aschers., он распространен в Сахаро-Синдской области, от Сенегала и Мавритании до Ирака, причем в северной Сахаре он придерживается в новейшее время приморской части пустыни. Отчетливая обособленность этого вида от других селитрянок совершенно естественна; этот вид издавна существовал в странах, расположенных к югу от Тетиса, да и в настоящее время его ареал лежит южнее Средиземного моря.

К типовой секции относятся 8—9 видов, естественно слагающих два видовых ряда. Сюда же, без сомнения, должен быть причислен и еще один вид, который нельзя отнести ни к тому, ни к другому из рядов. Этот единственный вид — *N. sphaerocarpa* Maxim., обладающий сухими сферически вздутыми костянками, тогда как все прочие виды имеют костянки сочные. Подобно некоторым другим растениям песчаной пустыни, это растение, по-видимому, приспособилось к существованию в относительно подвижных песках.

Селитрянки из ряда *Sibiricae* — *N. sibirica* Pall., *N. tangutorum* m., *N. praevisa* m. и, может быть, *N. roborowskii* Kom., составляют очень естественную группу. Эти виды, как можно полагать, связаны в своем происхождении с древними пустынями Центральной Азии, существовавшими на древневозрастных меловых и палеогеновых плато. Экологическая и географическая дифференциация названных видов нам ближе не ясна, но несомненно обязана развитию рельефа центральноазиатских пустынь. Пустыня Алашань и Ордос представляют собой область, где ареалы этих видов смыкаются.

Приуроченность *N. roborowskii* Kom. к побережьям озер и к долинам с временным водотоком при недостаточных морфологических различиях заставляет нас высказать предположение, что *N. roborowskii* Kom. является лишь экологической формой сибирской селитрянки.

Виды ряда *Schoberianae*, и прежде всего *N. schoberi* L., связаны с более молодыми субстратами — с засоленной глинистой и песчаной пустынями, развившимися на месте разрушения древних гипсоносных пород каменистой пустыни — гаммады.

N. schoberi L. распространен преимущественно в равнинных пустынях Турана и Арало-Каспийской низменности, достигая на юге, через Закавказье, Сирии и имея на западе два далеких оторванных местонахождения — одно в восточном Крыму, другое в южной Румынии. Эти обрывки ареала свидетельствуют о былом более далеко идущем на запад распространении этого вида. Можно высказать предположение, что селитрянка, относящаяся к этому видовому ряду, была когда-то распространена до крайнего запада Европы. Отсюда она проникла, вероятно в плювиальное время, в Африку, где на северо-западе континента преобразовалась в *N. senegalensis* Lam., распространенную от саванн нижнего течения Сенегала до пустынных подножий сахарского Атласа.

Другой замещающий каспийскую селитрянку вид — *N. billardieri* DC., распространен в полупустыне и сухой саванне юго-западной Австралии. Он свидетельствует о сходной, если не единой в глубокой древности, флоре пустынь северного и южного полушарий.

Что касается *N. komarovii* Iljin et Lava, то это вид наиболее молодой, связанный с новейшей историей Каспийского бассейна.

На практическое значение селитрянки обратил внимание еще Н. М. Пржевальский (1875). Описывая природу Цайдама, он указывал на то, что ягоды селитрянки (хармыка) составляют здесь главную пищу как людей, так и животных, местные жители запасают плоды растения осенью на целый год, их употребляют в пищу вареными, в смеси с мукой, а также пьют их отвар. «Ягодами хармыка питаются почти все птицы и звери Цайдама, не исключая даже волков и лисиц; верблюды также очень любят подобное лакомство». В другой работе Пржевальский (1883 : 160) сообщает: «Медведи ежегодно осенью спускаются из Тибета в Южный Цайдам и проводят здесь месяц или два, специально занимаясь пожиранием ягод хармыка».

Некоторое пищевое значение имеют и другие виды, а также, вероятно, и африканская селитрянка *N. retusa* (Forsk.) Aschers. Предполагалось, что она и являлась пищей мифологических лотофагов, которых посетил Одиссей со своими спутниками.

Некоторый интерес к селитрянке как к плодовому растению пустыни проявляют и советские растениеводы (Сад и Огород, 1952, № 8 : 72).

Несомненно, однако, что большее значение селитрянка может иметь как пескоукрепитель. А. А. Кременской (1953), а также А. Румянцева (1953), изучавшие некоторые биологические особенности *N. schoberi* L., указали на высокую способность этого вида к разрастанию на песках и особую перспективность его для закрепления песков с высоким уровнем слабосоленых грунтовых вод.

На этом и можно было бы закончить наш обзор рода *Nitraria* L., если уклониться от обсуждения некоторых вопросов, естественно возникающих при изучении этого рода. Мы позволим себе, однако, коротко осветить здесь некоторые аспекты истории флоры пустынь Старого Света.

С родом *Nitraria* связано обсуждение интереснейшего вопроса ботанической географии — вопроса о происхождении флоры пустынь. Каждый из отечественных ботаников, кто так или иначе касался этого вопроса по отношению к пустыням Азии, не мог не интересоваться этим родом. О селитрянке в этой связи писали Максимович, Комаров, Попов, Коровин, Ильин, Бобров, Грубов. Некоторые из названных авторов возвращались к этому растению всякий раз, когда они обсуждали тему о происхождении флоры азиатских пустынь.

Первым, кто со всей определенностью высказался по этому вопросу, был В. Л. Комаров (1908 г.). Обсуждая генетические отношения *Nitraria* и указывая на род *Balanites*, он отмечает неопределенность систематического положения обоих родов, что указывает, по его мнению, «на их большую древность и заставляет думать, что они сформировались ранее образования пояса пустынь Старого Света и Австралии, но были некогда растениями солонцов по морским берегам». По его мнению, «*Nitraria* происхождения тропического и западного и проникла в Монголию через Арало-Каспийский бассейн по мере его усыхания. Австралийское же местообитание *Nitraria* объяснимо только при допущении той гипотезы, что это растение в своей истории связано с материком Гондвана». По мнению В. Л. Комарова, «первоначальным местонахождением *N. schoberi* были, по всей вероятности, морские берега».

Среди многих вопросов ботанической географии и истории флоры, с удивительной яркостью и глубиной освещенных М. Г. Поповым (1927), был вопрос о генезисе пустынной флоры. Подчеркивая самобытность и древность этой флоры, Попов относит возникновение ее к дотретичному, вернее всего к меловому времени, когда она «была развита на западном краю обломков Гондваны (в Лемурии)». То обстоятельство, что пустыни

Центральной Азии являются областью развития самостоятельных групп из сем. *Zygophyllaceae*, как говорит Попов, «выдвигает на очередь проблему о существовании в Джунгарии или в Монголии пустынной флоры, более древней, чем флора пустынь Передней Азии». Он не соглашается с мнением Комарова о проникновении селитрянки в Монголию через Арало-Каспийский бассейн, а полагает, что *Nitaria*, «будучи гондванской древнейшей группой, была в конце мелового периода или в эоцене перенесена за Тетис, в пустыни Монголии, где и стала развиваться самостоятельно; по всей вероятности, именно оттуда она в лице *Nitraria schoberi* проникла в послемиоценовое время через арало-каспийские низменности в Переднюю Азию, где в конце концов встретилась с *N. retusa*, которая с южных побережий Тетиса только в плиоцене двинулась к северо-востоку, в пустынную Азию». По мнению Попова, селитрянка могла продвигаться «в Азию из Австралии или вообще с восточной части Гондваны и ее обломков в северо-западном направлении», причем он допускает, что она расселялась «в качестве формы морских побережий вдоль южного берега Тетиса». Возвращаясь еще раз к мысли о древности флоры пустынь Центральной Азии, Попов вновь настаивает на том, что «Монголия и пустынная страна Тянь-Шаня имели свои собственные, более древние, чем миоценово-плиоценовые, источники пустынных форм, часть которых после осушения Арало-Каспийской (Туранской) равнины стала проникать туда с северо-востока, двигаясь на юго-запад». Мы видим, таким образом, что Попов высказал мнение, противоположное концепции Комарова. Мнение Попова полностью принял Е. П. Коровин (1935), а позднее почти полностью согласился с ним и Е. Г. Бобров (1946).

Точка зрения М. М. Ильина по этому вопросу совершенно противоположна таковой трех названных авторов. Ильин (1944) принимает предположение Комарова о генезисе рода *Nitraria* и его миграции и доводит его мнение до крайности. Концепция Ильина сводится к тому, что еще в глубокой древности на морских побережьях Тетиса существовала особая солончаковая флора, представители которой мигрировали с побережий внутрь материков после образования здесь пустынных областей, и что *Nitraria* является одним из элементов этой флоры. В более поздней работе Ильин (1958) утверждает следующее: «Нитрария как род возникла на литоралях Гондваны от общего с *Balanites*, очевидно ныне вымершего предка, причем уже в ранние периоды третичного времени на берегах Тетиса существовало несколько видов. В западной части этого бассейна был развит тип *N. retusa* (Forsk.) Aschers., в восточной — тип *N. schoberi* L. Вопрос о произрастании последнего на северных побережьях Тетиса не ясен, но оно вполне возможно. После усыхания восточного отрезка Тетиса в миоцене, селитрянка занимала в образовавшихся пустынях все бо́льшие пространства. Проникновение ее в северные пустыни, а затем и в пределы Центральной Азии, привело к формированию *N. sibirica* Pall. и *N. komarovii* Iljin et Lava (литоральный вид Каспия). Все остальные перечисленные эндемичные центральноазиатские виды есть виды молодые: *N. roborowskii* Kom. — результат дальнейшего формообразовательного процесса на базе популяций *N. schoberi* L., а *N. tangutorum* Bobr. — на основе популяций *N. sibirica* Pall. на южной окраине Центральной Азии; *N. sphaerocarpa* Maxim. также тесно связана в качестве производного вида с центральноазиатскими селитрянками. Следовательно, миф о центральноазиатском происхождении селитрянки несомненно отпадает, как не соответствующий фактам. Она нашла в Центральной Азии лишь свою вторую родину. Здесь отмечается вторичный видообразовательный очаг, импульс которому дало формирование центральноазиатских пустынь, происшедшее не ранее конца плиоцена».

Как ни решительно отрицание Ильиным приоритета центральноазиатского центра развития рода *Nitraria* и указание на проникновение селитрянки в пустыни Центральной Азии с запада в связи с редукцией древнего Средиземного моря, мы не можем согласиться с его построением. Дело не в том, конечно, что Ильин не упоминает о селитрянке в Австралии и традиционно не замечает крайне близкий к *N. schoberi* L. вид, распространенный в западной Сахаре. Он отрицает древность пустынь Центральной Азии и настаивает на том, что формирование их растительности проходило «не ранее конца плиоцена».

Это утверждение находится в противоречии с представлениями, давно сложившимися по этому вопросу в геологической литературе. Существование аридной области в Центральной Азии известно с нижнего мела, если не с юры. По мнению В. М. Синицына (1959б), в этой стране в меловое время была развита саванна: «В верхнем мелу и палеогене саванны сохраняются, но становятся более сухими и дифференцированными; выделяются зоны сухой и полупустынной саванны, распространяющиеся на Таримский бассейн, Гашуньскую Гоби и Западный Алашань, и зона умеренно сухой саванны, включающая Джунгарию, Монгольскую Гоби, Ордос и Цайдам. В течение миоцена саванны замещаются их бореальным аналогом — степями — с сохранением ранее существовавшей дифференциации по степени сухости. В плейстоцене в связи с резким усилением процессов развевания формируются пустыни. . .

«Указанная эволюция ландшафтов аридной области была вызвана общепланетарными изменениями климата от равномерного и теплого в начале этапа к дифференцированному и суровому в конце его, а также усилившимся орогеническим процессом, увеличившим высоту хребтов-климаторазделов и общий гипсометрический уровень внутренних частей материка. . .

«Общее географическое положение аридной области в течение мезокайнозойского аридного этапа не менялось».

Синицын указывает и на то, что наибольшей протяженности аридная область Центральной Азии достигала в палеогене. Прогрессирующее иссушение этой страны в связи с процессом орогенеза постоянно и уже довольно давно отмечается в исследованиях советских геоморфологов. Следует полагать, что этому иссушению Центральной Азии отвечало прогрессирующее обеднение ее флоры, преемственно сохранявшей в своем составе лишь особенно стойкие древние формы, к числу которых относятся представители сем. *Zygophyllaceae* и, в частности, интересующие нас селитрянки.

С нашей точки зрения, в Центральной Азии находится не вторичный очаг видообразования селитрянок, относящийся к концу плиоцена, как это полагает Ильин, а основной древний его очаг, связанный с саваннами палеогена, если не верхнего мела.

Заметим, кстати, что австралийская селитрянка и в настоящее время является одним из элементов флоры сухой саванны, так же как и западноафриканские виды, достигающие сахельской зоны саванны.

В соответствии со сказанным, миграции селитрянок проходили из Центральной Азии на юго-запад в Среднюю и Переднюю Азию по мере редукции древнего Средиземного моря, а не в обратном направлении, как это считал Ильин.

В ранних работах М. Г. Попова (1923, 1925 гг.) чрезвычайно ярко и, на наш взгляд, очень убедительно представлено в общих чертах формирование растительного покрова пустынь Средней Азии. Попов указывает на древность и своеобразие растений, населяющих богатые солями и особенно гипсом породы верхнемелового и палеогенового возраста. В составе их флоры преобладали различные галофильные представители *Chenopodiaceae* и отчасти *Zygophyllaceae*. Многие из них и их производных населили позднее несколько более молодые по возрасту гипсоносные каменистые пустыни — гаммады.

На месте соленосных древневозрастных пород и гипсоносных гаммад, под влиянием агентов пустынного выветривания, развились песчаные и глинисто-солончаковые равнинные пустыни, во флоре которых сохранились в порядке преемственности некоторые древние растительные формы или их более молодые производные, нашедшие здесь на солончаках, на аллювиальных наносах и в эоловой пустыне новые экологические ниши, к которым нужно было приспособиться.

В другой работе по палеогеографии Центральной Азии В. М. Синицын (1959а), говоря об опустынении этой страны в палеогене, указывает на соленосность ее пород. Здесь засолены отложения и палеозоя, и мезозоя, и четвертичного времени. Нет сомнения, что эти соленосные субстраты были в какой-то мере населены уже в меловое время и уже тогда могли развиться галофильные формы.

Мы полагаем, что флора равнинных пустынь Азии развилась не из элементов «литоральной флоры», как это утверждает Ильин, а имела своим источником растительность внутриматериковой саванны и полупустыни верхнемелового и палеогенового возраста.

Интерес к растительному покрову пустынь Центральной и Средней Азии привлек внимание исследователей и к другим пустыням Старого Света.

Отечественные флорогенетики на основании сложившихся в науке более полувека назад и распространенных в учебниках и руководствах представлений ставили происхождение флоры пустынных областей северного полушария в связь с флорой пустынных областей гипотетической Гондваны. При этом в связи с предположительными палеогеографическими реконструкциями и схемами Гондвана вырисовывалась в виде обширного материка, простиравшегося в тропической и субтропической зонах южного полушария. Материк этот не только связывал три континента этого полушария и их флоры, но и рассматривался при этом в качестве колыбели многих элементов флоры пустынь северного полушария. В отдельных частных случаях флорогенетики для объяснения некоторых флористических связей должны были предполагать существование в прошлом и непосредственной связи Индии с Мадагаскаром в виде Индо-Мадагасской суши.

Некоторое обоснование для палеогеографических построений этого рода они находили в глубоких и, на мой взгляд, неоспоримых утверждениях А. Энглера, неоднократно им высказанных. В переводе у М. Г. Попова (1958), некоторые из них звучат так: «. . . мы должны допустить существование ксерофитных формаций, образованных покрытосемянными, уже в меловом периоде»; . . . «в больших континентальных областях южного полушария уже в меловое время существовали пустынные растения. Я считаю это допущение неизбежным для *Zygophyllaceae*, *Burseraceae*, *Asclepiadaceae*, *Pedaliaceae* и т. д.».

В настоящее время складываются, однако, иные представления. Выясняется, что речь о Гондване как единой суше может идти только в отношении палеозойского времени. Мезозойская же Гондвана — это отдельные материки южного полушария. Что касается Индо-Мадагасской суши, или Лемурии, то она на основании новейших исследований (Furon, 1959) рассматривается только как гипотетическая, а связь Индии с Мадагаскаром допускается лишь до верхнего мела.

Тем не менее не приходится сомневаться в том, что возможности обмена между флорами южного и северного полушарий в прошлом существовали и что связи обоих полушарий не ограничивались только обменом элементами флоры пустынь. В связи с этим следует обратить внимание на некоторые факты, которые или оспариваются или даже почти не замечаются. Особенно достойно внимания распространение в далеком геологическом прошлом представителей семейств покрытосемянных, которые, казалось бы, принадлежат только одному южному полушарию.

Указания на распространение в раннетретичное время в северном полушарии, в частности в Европе, представителей *Myrtaceae* и других семейств, известных ныне только в южном полушарии, были известны еще в конце прошлого века. Указания эти, однако, подвергались сомнениям, хотя они все более и более подтверждались дальнейшими находками. Остатки Миртовых и Протейных достоверно известны, однако, и на советской территории. Протейные, например, были уже давно обнаружены в эоценовых отложениях Бадхыза в южной Туркмении. Н. Д. Василевская (1957) перечислила несколько видов Протейных из родов *Banksia*, *Palibinia* и *Grevillea*. Очень интересно то обстоятельство, что эта флора склерофильного облика так обильна и так ярко выражена, что Василевская указывает на то, что она «напоминает современные жестколистные леса и кустарниковые формации типа средиземноморского маквиса и австралийского скрэба». Флора этого типа была обнаружена также и в олигоценовых отложениях Кавказа (Мчедлишвили, 1949). Протейные, в частности род *Dryandra*, были определены также по листовым отпечаткам из палеогеновых и позднемеловых отложений западного Казахстана (Бойцова и Васильев, 1960). В тех же отложениях была обнаружена пыльца представителей *Proteaceae* и *Myrtaceae*.

Палинологические исследования в высокой степени расширили наши представления об ископаемом составе флор далекого прошлого, не говоря уже о том, что они осветили нам флоры некогда совершенно немых континентальных толщ. Исследования палинологов чрезвычайно важны и в вопросе, нас здесь интересующем. Они не только подтвердили и расширили представления о сходстве флор южного и северного полушарий в определенных одновозрастных отложениях верхнего мела и палеогена, но и указали на сравнительно короткое существование этих флор в северном полушарии. Палинологами поднят и в определенной степени освещен чрезвычайно интересный вопрос об истинных отношениях флор северного и южного полушарий. Специальное исследование Н. Д. Мчедлишвили и С. Р. Самойлович (1962) имеет в этом плане особенно важное значение. Эти авторы с полной определенностью указали на общие черты во флорах мезозоя и кайнозоя Западной Сибири и Австрало-Новозеландской области. В верхнемеловых и нижнетретичных осадках Западносибирской низменности они обнаружили 38 видов растений, известных из близких по возрасту отложений Австралии и Новой Зеландии или существующих и в настоящее время во флорах этих стран. Найдены близкие или даже общие виды мхов, папоротникообразных, хвойных и покрытосемянных. Особенно интересны несомненные находки пыльцы представителей семейств *Proteaceae* и *Podocarpaceae*, каковые, как известно, в современных нам флорах принадлежат южному полушарию. Находки эти отнюдь не случайны и не одиночны. Напротив, они настолько обильны, обнаружены так многократно, что Мчедлишвили и Самойлович смогли установить, что, например, *Proteaceae* появляются у нас в более южных районах (Тургайская впадина) значительно раньше, чем на севере, т. е. собственно в Западной Сибири, где они представлены бóльшим числом видов.

Proteaceae исчезают из флоры Западной Сибири уже в раннетретичное время, и с этого времени начинается их расцвет в южном полушарии. Эти факты чрезвычайно важны. Они в совершенно новом свете рисуют нам историю современных флор земного шара, равно как и первые шаги в развитии покрытосемянных.

Для нас в связи с обсуждаемой нами темой существенно важно то, что на древних сушах северного и южного полушарий одновременно или почти одновременно были распространены в верхнемеловое и раннетретичное время сходные по составу и облику ксерофитные флоры. Это совершенно ясно свидетельствует о том, что эти древние суши, разделенные океаном Мезогеи—Тетисом, сообщались в верхнемеловое время.

Следует заметить также, что контакты их могли быть, кроме того, и более поздними. Обсуждая возможность обмена живых форм между Азией и Австралией, проф. Фюрон (Furon, 1958) допускает существование таких контактов не только в меловое время, но и в плейстоцене.

Если мы обратимся к перечням растений, населяющих пустынные области Австралии, то обнаружим немало представителей родов, хорошо известных нам по пустыням северного полушария. Среди них в качестве обычных галофитных элементов флоры засоленной и щебнистой полупустыни — саванны — мы видим интересующую нас селитрянку *Nitraria*, 15—20 видов рода *Zygophyllum* из того же семейства и 15—20 монотипных или олиготипных родов из сем. *Chenopodiaceae*. Из числа маревых здесь есть несколько особых секций рода *Atriplex*, а также виды из родов *Kochia*, *Salsola*, *Bassia* и *Chenopodium*. Из других семейств можно назвать роды *Frankenia* и *Lycium*. Есть общие роды и в песчаной пустыне, каковы, например, *Aristida*, *Atropis*, *Eragrostis*.

Нельзя не заметить, что пустыни северного полушария имеют меньше общих или генетически близких форм с пустынями южной Африки, по сравнению с таковой Австралии.

Перечисленные общие или генетически близкие элементы флоры пустынь северного и южного полушария можно рассматривать как конечные формы линий дивергентного развития родов и видов высших растений, общих или единых для флоры пустынь верхнего мела и раннего палеогена. Эти элементы — свидетельство существования некогда единой или относительно единой ксерофитной флоры Старого Света, каковой она была в верхнем мелу, т. е. еще в начале века покрытосемянных.

Почти два с половиной века прошло с того времени, когда медик царя Петра, натуралист Готлиб Шобер впервые увидел селитрянку, два века прошло и со времени опубликования в Петербурге упомянутого мемуара Линнея. Многие русские ботаники интересовались этим растением, и тем не менее мы еще не можем сказать, что «загадочное растение *Nitraria* разъяснено» (*Nitraria* planta obscura explicata), как это полагал великий Линней.

ПЕРЕЧЕНЬ ИСТОЧНИКОВ, УПОМЯНУТЫХ В ТЕКСТЕ, ЗА ИСКЛЮЧЕНИЕМ ЦИТИРОВАННЫХ В НОМЕНКЛАТУРНЫХ АБЗАЦАХ СТАТЬИ

Бобров Е. Г. (1946). Об азиатских видах рода *Nitraria* L. Сов. бот., XIV, 1 : 19—30. — Бойцова Е. П. и И. В. Васильев. (1960). Растительные остатки из позднемеловых и палеогеновых отложений Западного Казахстана и их стратиграфическое значение. Международн. геологич. конгр., XXI сессия. Докл. советских геологов : 236—239. — Василевская Н. Д. (1957). Эоценовая флора Бадхыза в Туркмении. Сборн. памяти А. Н. Криштофовича : 103—175. — Грубов В. И. (1963). Введение. Растения Центральной Азии, 1. — Ильин М. М. (1944). Нитрария и происхождение флоры пустынь. Природа, 5—6 : 116—118. — Ильин М. М. (1958). Флора пустынь Центральной Азии. Матер. по истории флоры и растительности, III : 192. — Коровин Е. П. (1935). Очерки по истории развития растительности Средней Азии. Пустыня Бетпак-Дала (Центральный Казахстан). Бюлл. САГУ, 20. — Кременской А. А. (1953). Материалы к биологии селитрянки (*Nitraria schoberi* L.). Изв. АН Туркм. ССР, 5 : 86—87. — Криштофович А. Н. (1954). Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники. В сб.: Пустыни СССР и их освоение, I : 593. — Лавренко Е. М. и Н. И. Никольская. (1963). Ареалы некоторых центральноазиатских и туранских видов. Бот. журн., 12 : 1749, 1751. — Лукьянович Ф. К. (1939). Жуки рода Rhaebus и их связь с *Nitraria*. В сб.: Президенту Акад. наук В. Л. Комарову : 546—566. — Мчедлишвили Н. Д. и С. Р. Самойлович. (1962). Общее во флорах мезозоя и кайнозоя Западной Сибири и Австрало-Новозеландской области. К первой международн. палинол. конф. (Таксон, США) : 94 — 100. — Мчедлишвили П. А. (1949). Аналог Ер-ойлан-дузской флоры на Кавказе. Сообщ. АН ГрузССР, 9 : 527—532.— Петров М. П. (1964). Хозяйственное значение селитрянок. Изв. АН Туркм. ССР, 2 : 41—45. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, 15. — Попов М. Г. (1958). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. В сб.: Избранные сочинения : 194, 198. — Пржевальский Н. М. (1875). Монголия и страна Тангутов, 1 : 297. — Пржевальский Н. М. (1883). Из Зайсана через Хами в Тибет и на верховья Желтой реки : 160. — Румянцева А. (1953). Развитие корневой системы селитрянки *Nitraria schoberi*. Изв. АН Туркм. ССР, 5 : 87—89. — Синицын В. М. (1959а). История аридной области в мезо-кайнозое. IV чтение памяти В. А. Обручева : 144. — Синицын В. М. (1959б). Центральная Азия : 121. — Furon R. (1958). Causes de la répartition des êtres vivants : 152. — Furon R. (1959). La paléogéographie : 235. — Reese Gerd. (1958). Cyto-systematische Notizen zur Gattung *Nitraria*. Flora, 146, 3 : 478.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ON THE ORIGIN OF THE FLORA OF THE OLD WORLD DESERTS, AS ILLUSTRATED BY THE GENUS *NITRARIA* L.

By E. G. Bobrov

SUMMARY

After having given a brief key for the identification of species of *Nitraria* and a taxonomic survey of these species, the author considers their genetic relationships and their distribution. On the basis of the comparison of the recent areas of *Nitraria* species with the data of palaeogeography of the deserts of Asia a conclusion was drawn that the ancient centre of speciation of *Nitraria*, associated with the savannahs of the Palaeogene, if not of the Upper Cretaceous, was situated in the Central Asia.

It is suggested by the palynological evidence, that the floras similar in their composition were distributed over the ancient continents of the Northern and the Southern Hemisphere at the same or almost the same time during the Upper Cretaceous and Early Tertiary.

The closely allied elements of the recent desert floras of the Northern and Southern Hemisphere afford the evidence in favour of the existence of a single or a relatively single xerophytic flora of the Old World since the Upper Cretaceous, i. e. since the very beginning of the Age of *Angiospermae*.

ТОМ 50 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1965, № 8

УДК 561.6/.9 : 56 (118) (471.62)

Г. Д. Пашков

НАХОДКИ НОВЫХ РАСТЕНИЙ САРМАТСКОЙ ФЛОРЫ ЗАПАДНОГО ПРЕДКАВКАЗЬЯ

С 5 рисунками и 4 таблицами рисунков

(Получено 2 III 1963)

Новые местонахождения богатых по составу ископаемых флор всегда представляют значительный научный интерес. Выявление таких флор в Предкавказье ценно еще и в том отношении, что они способствуют выяснению былых взаимоотношений между флорами юга Русской платформы и Кавказа, которые, учитывая различия в географическом положении и особенно островное положение Кавказа в прошлом, на протяжении длительных периодов могли развиваться, не имея непосредственной связи друг с другом.

В настоящей статье сообщается о новом местонахождении сарматской флоры в Западном Предкавказье и даются описания некоторых ранее неизвестных науке растений, выявленных в этой флоре.

Поиски этой ископаемой флоры были предприняты по совету геолога Ростовского университета И. А. Шамрая, который, по его словам, еще в 30-х годах встречал хорошо сохранившиеся отпечатки растений в районе г. Крымска Краснодарского края. Никаких сборов ископаемых растений им не производилось. После неоднократных попыток найти эту флору автору этих строк в 1959 г. удалось обнаружить большое количество остатков ископаемых растений в 6 км к востоку от г. Крымска, в долине небольшой р. Шибок, впадающей в левый приток Кубани, — р. Адагум. В палеоботанической литературе имеются указания на находки небольшого числа ископаемых растений в другом пункте этого района, на р. Адагум. По фрагментарным сборам геологов эти находки были описаны И. В. Палибиным (1906). Позднее, насколько мне известно, в районе Крымска палеоботанических сборов никем не производилось.

В обнаруженном нами местонахождении остатки растений содержатся в выходящих на дневную поверхность светло окрашенных, обогащенных скорлупками диатомовых, глинах, перемежающихся прослойками аргиллитов и алевролитов. Вместе с растительными остатками в этих слоях встречаются в значительном числе остатки моллюсков, позволяющих судить о геологическом возрасте флороносной толщи. Специалист по третичным моллюскам Предкавказья Н. С. Волкова, взявшая на себя труд определения собранной в этих слоях фауны моллюсков, установила в ее составе: Mediola sarmatica Gat., Tapes vitalianus d'Orb., Cryptomactra pseudotellina Andr., C. brevicaudata Volk., Trochus prolixous Volk. По ее заключению, этот состав моллюсков очень характерен для криптомактровых слоев; содержащие флору отложения, вне сомнения, принадлежат к самой нижней части среднего сармата.

Растительные остатки в этих слоях встречаются преимущественно в форме отпечатков листьев, нередко с хорошо сохранившимися деталями жилкования и фитолеймами. В течение последних лет в этом местонахождении собрана коллекция ископаемых растений, насчитывающая около 1200 образцов. В настоящее время этот материал обрабатывается, и делать окончательные выводы по составу флоры описываемого местонахождения еще преждевременно. Однако, учитывая значительную ценность этих находок для изучения прошлого флоры Кавказа, представляется интересным уже на данной стадии работы, помимо описания некоторых новых для ископаемой флоры СССР растений, охарактеризовать общие черты этого весьма своеобразного ископаемого флористического комплекса.

От известных ископаемых флор Кавказа флористический комплекс района Крымска отличается решительным преобладанием в нем теплолюбивых, по преимуществу вечнозеленых растений и, что очень важно подчеркнуть, почти полным отсутствием в его составе представителей сем. *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Salicaceae* и *Ulmaceae*, которые всегда отмечаются в составах неогеновых флор Кавказа и средиземноморских стран Европы, даже более древних чем среднесарматские. Из ископаемых флор Кавказа с флорой долины р. Шибок может сопоставляться в этом отношении лишь закавказская флора горы Дарры-Даг, описанная И. В. Палибиным (1947) как олигоценовая.

По числу остатков самыми массовыми во флоре р. Шибок являются остатки лавровых. Обилием лавровых (как по количеству остатков, так и по разнообразию форм) флора р. Шибок в значительной мере сходна с известной флорой Годерзского перевала в Аджарии (Палибин, 1937; Узнадзе, 1946; Тахтаджян, 1963), а также с богатыми по составу плиоценовыми флорами Западного Закавказья, описанными в последние годы А. А. Колаковским (1956, 1957, 1958, 1959, 1963). Однако наряду с лавровыми в этих ископаемых флорах содержится большое число (особенно во флорах, описанных Колаковским) листопадных древесных растений, относящихся к сем. *Fagaceae*, *Betulaceae* и др. Среди них немало форм, близких к современным растениям Кавказа.

Из лавровых во флоре р. Шибок самым большим числом остатков представлены различные виды р. *Cinnamomum*. Содержатся также остатки *Persea*, *Laurus*, *Litsea* и некоторые другие лавровые. Второе место по обилию остатков в этой флоре принадлежит *Myrsinaceae*. Многочисленными остатками представлены роды *Sapindus*, *Magnolia*, *Berchemia* и некоторые другие. Реже встречаются *Diospyros*, *Smilax* и многие другие.

Хвойные представлены относительно небольшим числом остатков. По отпечаткам хвои и обугленным шишкам установлено присутствие в этой флоре *Pinus*, а из кипарисовых — *Libocedrus salicornioides* (Ung.) Heer. Единично в составе этой флоры встречаются папоротники. Из водорослей в большом количестве остатков встречается *Sargassum* и реже *Cystoseira*.

Одной из интереснейших составных частей ископаемой флоры р. Шибок являются остатки, принадлежащие представителям сем. *Myrsinaceae*. Судя по количеству принадлежащих им отпечатков, они играли значительную роль в сложении некоторых растительных группировок Западного Предкавказья. Создается впечатление, что основную часть материала для ископаемой флоры р. Шибок давала формация лесов с господством лавровых, в которых были широко представлены вечнозеленые *Myrsinaceae*.

Мирзиновые уже давно считаются весьма характерной составной частью так называемой Полтавской флоры, между тем вполне достоверных находок представителей этого семейства известно немного. Дело в том, что устанавливать принадлежность ископаемых остатков к *Myrsinaceae* только по форме листовых отпечатков почти невозможно. Для достоверности определения ископаемых мирзиновых особенно важно учитывать особенности кутикулярной структуры и другие диагностические признаки. Превосходным систематическим признаком мирзиновых является, в частности, наличие на листьях специфических секреторных отверстий или железок (Mez, 1902; Walker, 1940). К сожалению, палеоботаники, в силу ли плохой сохранности материала или по каким другим причинам, при описании ископаемых мирзиновых эти признаки почти не используют.

Насколько мне удалось выяснить, из палеоботаников только Лоран (Laurent, 1904—1905) обратил внимание на наличие следов железок на отпечатках листьев, найденных в плиоценовых отложениях Франции (Mougudi) и использовал этот признак при описании *Myrsine martyi* Laurent из этих отложений. Особая ценность находок мирзиновых долины р. Шибок определяется тем, что сохранность материала позволяет охарактеризовать их также и этими важными диагностическими признаками.

В палеоботанической литературе по находкам в третичных отложениях Европы и Америки описано большое число различных видов *Myrsinaceae*, но принадлежность большинства из них к этому семейству является спорной. Описывались различные виды родов *Myrsine* и *Ardisia* и по находкам с территории СССР. В пределах СССР наиболее достоверной находкой считается только *Ardisia*.

Из всего многообразия ископаемых форм, описанных в палеоботанической литературе как *Myrsinaceae*, мне не удалось найти таких, которые можно было бы отождествить с находками, выявленными в составе флоры р. Шибок. Это обстоятельство наряду с фактом нахождения большого количества остатков говорит в пользу того, что в сарматской флоре Западного Предкавказья мы имеем дело с новыми видами *Myrsinaceae*, которые я отношу к р. *Rapanea* Aubl.

Myrsinaceae — большое, преимущественно тропическое семейство. Оно содержит 32 рода и около 1000 видов. В основном это вечнозеленые кустарники, реже невысокие деревья и как исключение полукустарники и травы. Распространены они в обоих полушариях, крайними районами распространения их на север являются: в восточном полушарии — юг Японии, Северная Африка и Канарские острова, а в западном — юг Флориды. Согласно Уокеру (Walker, 1940), преобладающая часть мирзиновых — растения тропических лесов. Некоторые кустарниковые формы, особенно виды *Myrsine* s. str., произрастают на открытых пространствах. В западной части Юннани и в восточном Тибете по защищенным местам долин некоторые из мирзиновых поднимаются до высоты 3000 м над ур. м.

Ниже приведены описания 2 новых видов *Rapanea* и ископаемой находки *Viscum album* L.

Сем. ***Myrsinaceae*** R. Brown, 1810

1. *Rapanea caucasica* Pashkov sp. n.

Табл. I, *1*, *2*, *4* и *5*; табл. II, *8*, *10*; табл. III, *19—21*; табл. IV, *22—23*; Рис. 1 и 2.

Голотип. Обр. 580 из сарматских отложений Западного Предкавказья, долина р. Шибок, район г. Крымска. Сборы автора, 1959 г. Хранится на кафедре ботаники Ростовского университета.

Диагноз. Лист кожистый, продолговатоэллиптический или широколанцетный, 10—15 (20) см дл. и 4.5—5.8 (7.8) см шир., к основанию клиновидно суженный, нисбегающий на короткий черешок. Верхушка клиновидно суженная, округло ширококлиновидная, часто притупленная. Край цельный, слегка вниз завернутый. Главная жилка толстая, вдоль морщинистая, снизу сильно выступающая, сверху слегка вдавленная. Боковые жилки перистые, в числе 12—15 пар, очень тонкие, слабо заметные, извилистые, отходят под углом около 45°, расположены на различном расстоянии друг от друга, некоторые из них разветвленные. Между ними иногда развиты различной длины промежуточные жилки. Плохо заметные верхушки боковых жилок, соединяясь у края листа, образуют местами подобие краевой жилки. Третичная сеть жилок выражена очень слабо. Поля между вторичными и промежуточными жилками слегка морщинистые. Нижняя поверхность листа имеет рассеяные железки. Устьица только на нижней стороне листа. Устьичные комплексы анизоцитного типа.

Исследованные образцы: 1, 2, 88а, 123, 124, 304, 307, 340, 341, 346, 349, 452, 474, 475, 502, 528, 532, 545, 564, 580, 584, 589, 593, 593а, 600, 601, 602, 617, 655, 672, 677, 677а, 700, 717, 770, 875, 876, 878, 901.

Описание. В коллекции имеется 39 отпечатков целых или мало поврежденных листьев и большое число фрагментарных остатков. На некоторых отпечатках сохранились фитолеймы и железки. Все это позволяет характеризовать листовые остатки этого растения с большой полнотой и достоверностью. Кроме обр. 580 (табл. I, *1*, рис. 1), который я считаю типом этого вида, почти тождествен ему отпечаток на обр. 617 (табл. II, *8*, рис. 2) с превосходно сохранившимися деталями жилкования.

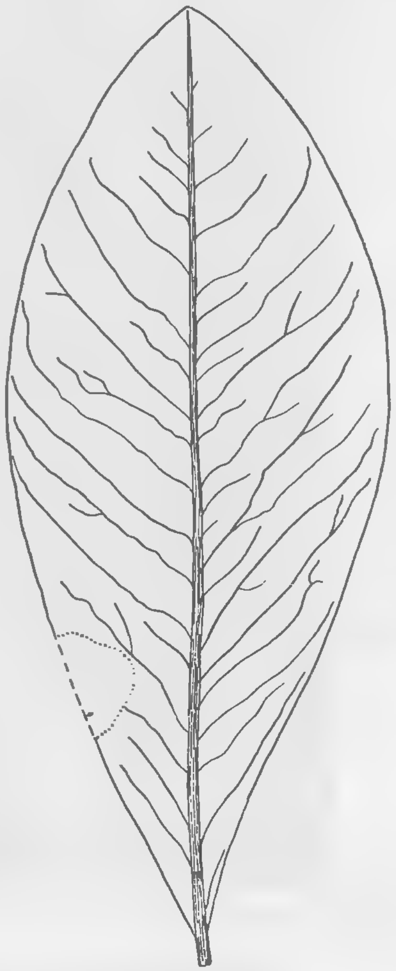


Рис. 1. *Rapanea caucasica* Pashkov. отпечаток листа, обр. 580, натур. вел.

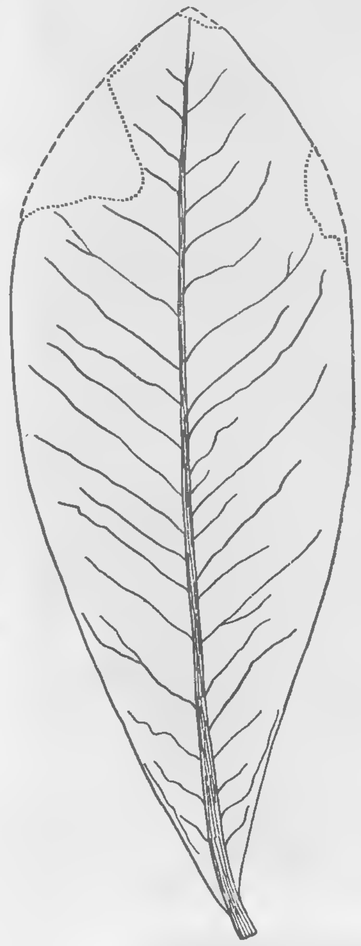


Рис. 2. *Rapanea caucasica* Pashkov, отпечаток листа, обр. 617, натур. вел.

Очень близки к ним по величине и форме отпечатки образцов 601 (табл. I, *2*), 1, 2, 304 (табл. IV, *23*), 878 (табл. IV, *22*) и некоторые другие. На всех этих образцах представлены отпечатки крупных, плотнокожистых, несомненно вечнозеленых, цельнокрайных широколанцетных или продолговатоэллиптических листьев с наибольшей шириной несколько выше средины пластинки и с очень толстой, сильно выступающей снизу средней жилкой и очень тонкими, едва выступающими над поверхностью пластинки многочисленными, нерегулярно расположенными боковыми жилками, которые на отпечатках в верхней части листовой пластинки и нередко у ее краев теряются совершенно. Весьма характерной особенностью вторичных жилок является их разнообразная изогнутость, хотя общее направление их по отношению к средней жилке выражается углом примерно в 45°, но само основание их образует более острый угол, поэтому они своим основанием как бы нисбегают на среднюю жилку. Верхушки их обычно у самого края листа круто вверх загнуты, а в нижней половине листовой пластинки они нередко следуют вдоль края листа на большом протяжении. Более тонкое жилкование на отпечатках не выражено. Только по шагренево-морщинистой, при сохранившихся фитолеймах всегда лоснящейся поверхности полей между жилками, можно судить, что самые тонкие, скрытые в мезофилле жилки образовывали мелкие, несколько вытянутые в направлении следования боковых жилок петли.

Сохраняя большое постоянство особенностей жилкования, различные листья этого растения отличаются не только величиной, но в известной степени и формой. На ряде отпечатков в нижней части листовой пластинки обнаруживается слабая асимметричность, которая отчасти заметна и у некоторых типичных листьев (табл. II, *8*), но еще лучше выражена у наиболее крупных и более широких листьев, представленных в нашей коллекции образцами 564 (табл. II, *10*), 502, 700 и др. На образце 502 имеется отпечаток целого листа 18 см дл. и 8 см шир. Обычно такие более широкие листья характеризуются не только резче выраженной асимметрией основания, но и сильно притупленной, почти округлой верхушкой.

Мелкой, но необычайно важной деталью листьев этого растения являются рассеянные на нижней стороне пластинки железки. К сожалению, на отпечатках они сохраняются плохо. Однако на некоторых отпечатках нижней стороны листьев под бинокуляром они хорошо видны в виде мелких черных точек. Их можно обнаружить на образце 601 (табл. I, *2*), но особенно хорошо они сохранились на фрагментарном отпечатке обр. 901, 2 участка которого представлены на табл. I (*4*, *5*) увеличенными примерно в 5 раз. На них очень четко видны остатки сохранившихся железок в виде черных точек. Отдельные железки обнаруживаются и при изучении кутикулярных структур эпидермиса этих листьев.

Полученные из фитолейм кутикулярные пленки и в том числе с образца, являющегося голотипом вида, дают полное представление о структуре эпидермиса этого растения. Эпидермис верхней стороны листа лишен устьиц (табл. III, *20*), образован одним типом клеток. Преобладают продолговатые клетки, 18—25 μ в шир. и 30—48 μ в длину, в очертании близкие к прямоугольным, встречаются бисквитообразные, бобовидно изогнутые и др. Стенки их различным образом изогнуты, придавая клеткам самую различную конфигурацию. Более сложна структура эпидермиса нижней стороны листа (табл. III, *19*, *21*). Основу его составляют клетки, ни по величине, ни по форме ничем существенным не отличающиеся от клеток эпидермиса верхней стороны листа. Среди них размещены устьица с побочными клетками и экскреторные образования — железки. В соответствии с классификационной схемой Метқафа и Чэка (Metcalfe a. Chalk, 1950) устьичные комплексы *R. caucasica* следует отнести к анизоцитному типу. Замыкающие клетки устьиц сопровождаются 3 побочными клетками, одна из которых всегда несколько мельче. Величина устьиц около 25 μ, форма их округло-овальная. Определенной ориентировки в положении длинной оси устьиц не наблюдается. Третий элемент эпидермиса этой стороны листа — железки, имеют вид мелких конусовидных, округлых или слегка угловатых у основания бугорков, образованных чаще всего 6 клетками. В центральной части железки, между верхушками образующих конус клеток, находится округлое выделительное отверстие.

Сравнение. Форма листа, особенности жилкования и детали структуры эпидермиса не вызывают никаких сомнений в принадлежности

Таблица I

1—2, 4—5, — *Rapanea caucasica* Pashkov: *1* и *2* — отпечатки листьев, *1* — обр. 580, *2* — обр. 601, натур. вел.; *4—5* — фрагменты отпечатков нижней стороны листа с железками, обр. 901, увел. 5; ***3, 6*** — *Rapanea guianensis* Aubl.: *3* — фрагмент нижней стороны листа с железками, увел. 5, *6* — эпидермис верхней стороны листа, увел. 280; ***7*** — *Viscum album* L. fossilis; отпечаток листа, обр. 950, натур. вел.

Таблица II

8, 10 — *Rapanea caucasica* Pashkov: *8* — отпечаток листа, обр. 617, натур. вел., *10* — отпечаток слегка асимметричного основания листа, обр. 564, натур. вел.; ***9, 11*** и ***12*** — *Rapanea guianensis* Aubl.: *9* — гербарный лист экземпляра из Мексики, натур. вел., *11—12* — эпидермис нижней стороны листа с железками, увел. 280; ***13*** — *Viscum album* L., лист современного растения, натур. вел.; ***14*** — *Viscum album* L. fossilis, фитолейма, верхняя сторона листа, обр. 950а, натур. вел.

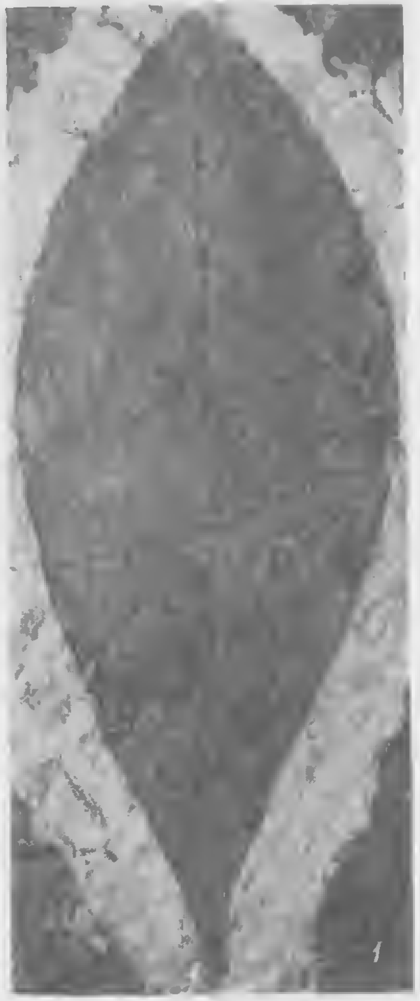
Таблица III

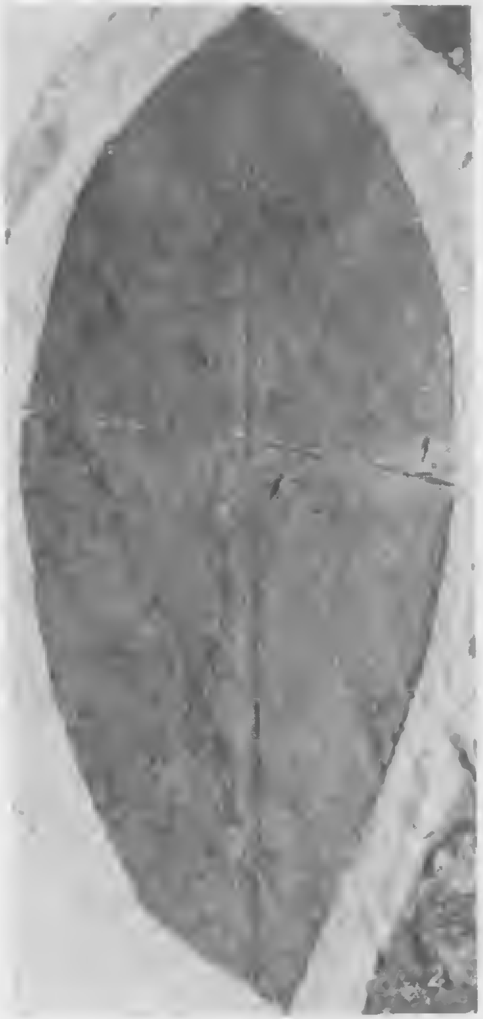
15—18 — *Rapanea kubanensis* Pashkov; отпечатки листьев, натур. вел., *15* — обр. 419, *16* — обр. 810, *17* — обр. 627 и *18* — обр. 566; ***19—21*** — *Rapanea caucasica* Pashkov: *19* — эпидермис нижней стороны листа с железкой у края, обр. 580, увел. 280, *20* — эпидермис верхней стороны листа, обр. 901, увел. 280, *21* — эпидермис нижней стороны листа, обр. 617, увел. 280.

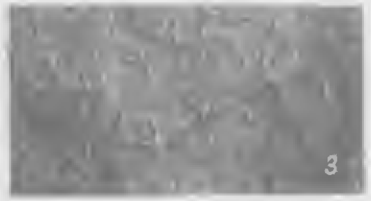
Таблица IV

22—23 — *Rapanea caucasica* Pashkov, отпечатки листьев: *22* — обр. 878, *23* — обр. 304, натур. вел.; ***24—26*** — *Viscum album* L. fossilis; *24* — эпидермис листа, обр. 950а, увел. 280; *25* — эпидермис листа, обр. 950а, увел. 64, *26* — фитолейма, нижняя сторона листа, обр. 950а, натур. вел.; ***27*** — *Viscum album* L., эпидермис, увел. 280.

ТАБЛИЦА I







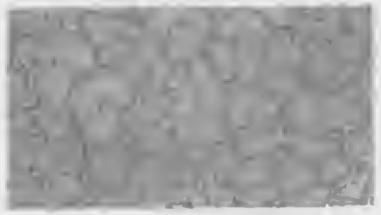
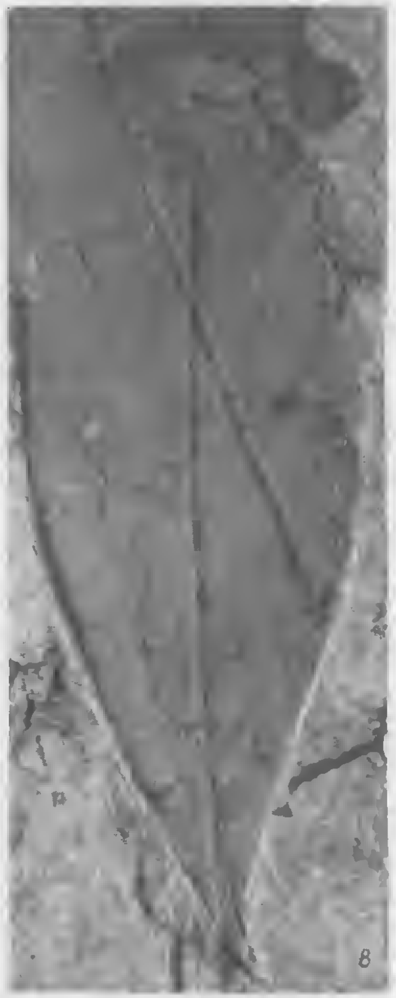
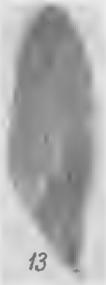
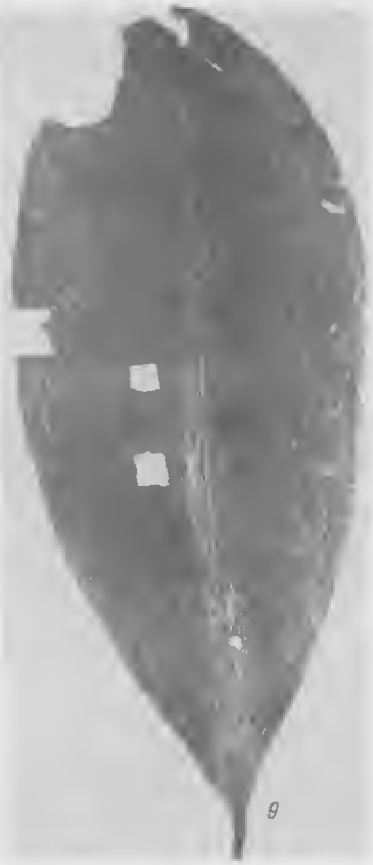


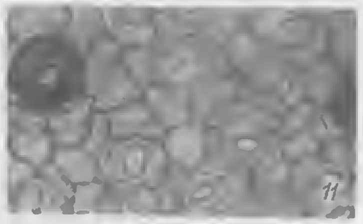
ТАБЛИЦА II

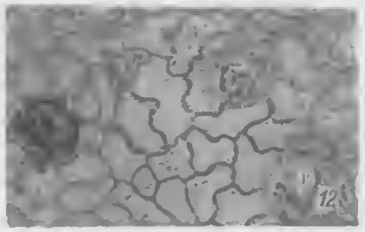

8


13

14


9


11


12

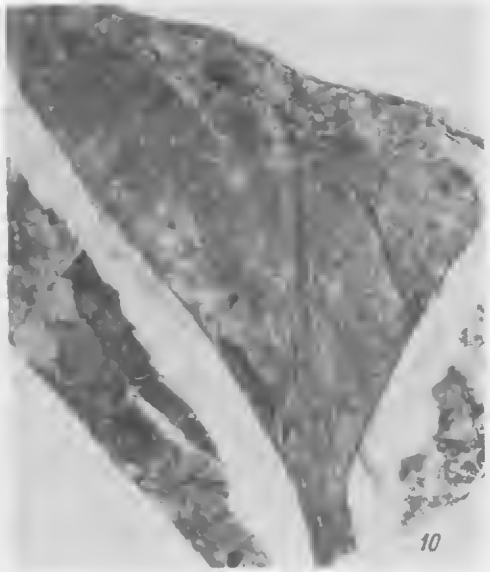
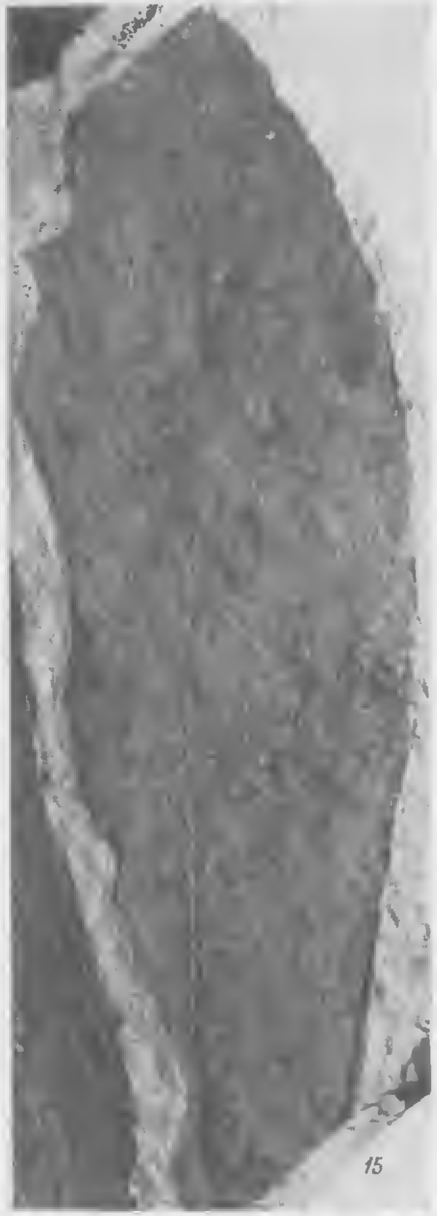
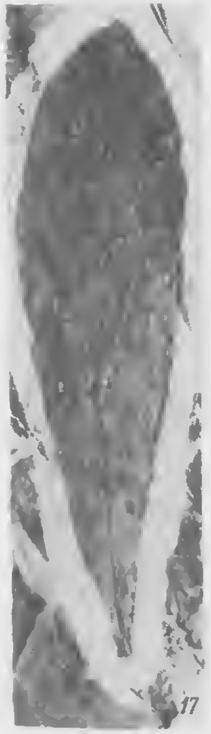
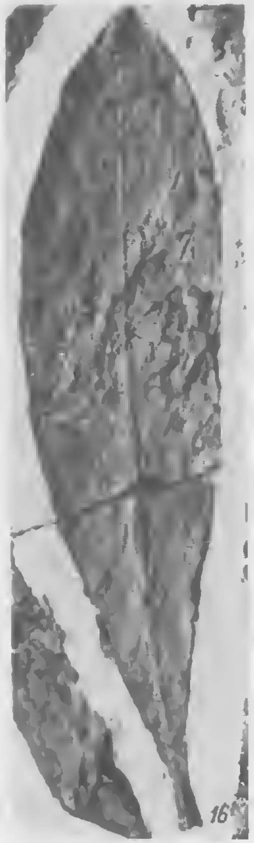
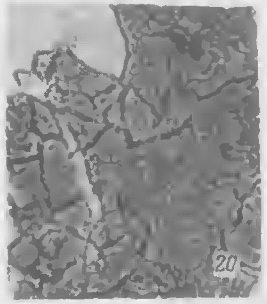

10

ТАБЛИЦА III

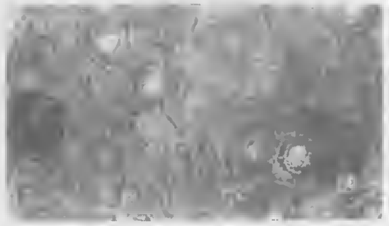

15


17


16


20

18



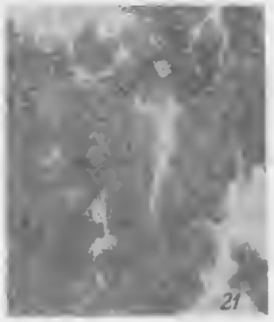
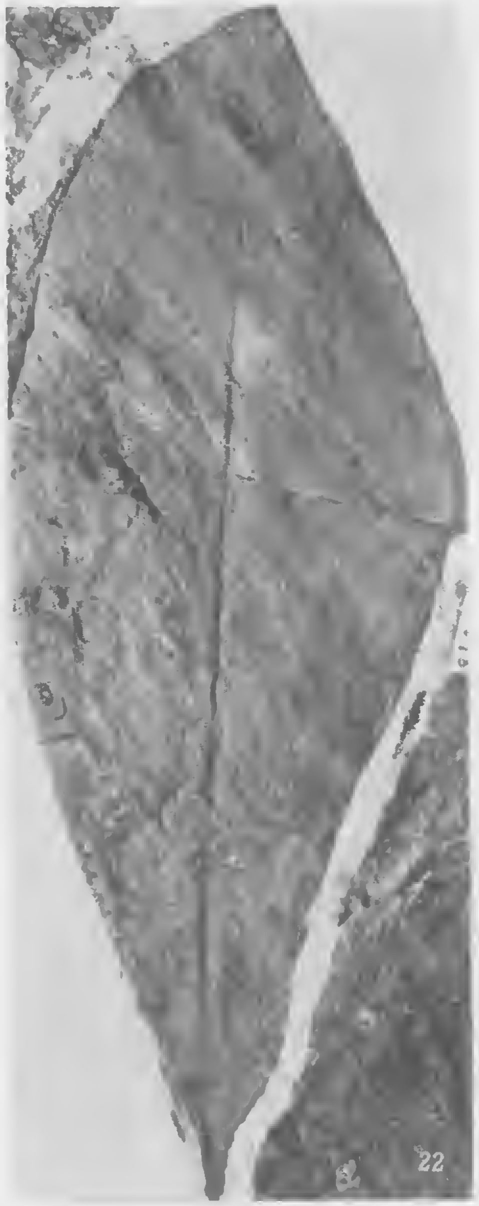
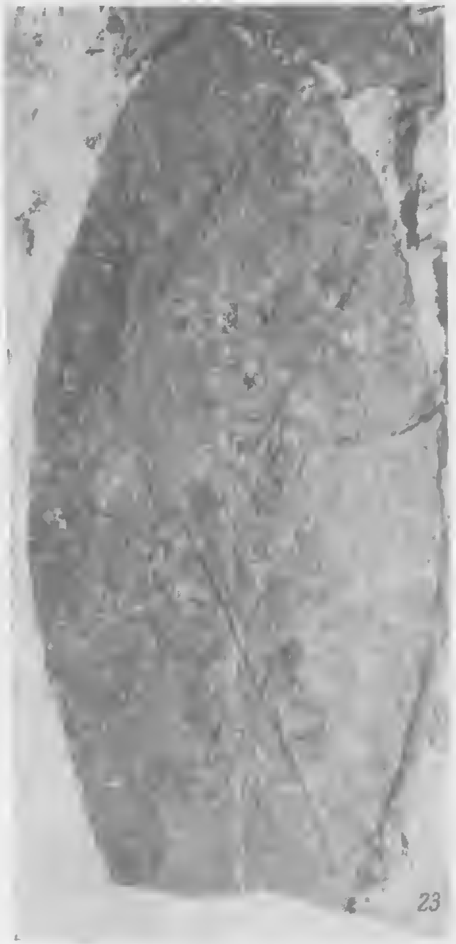
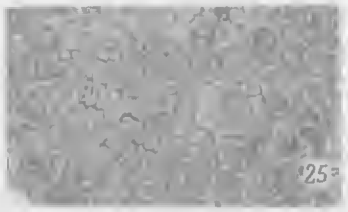
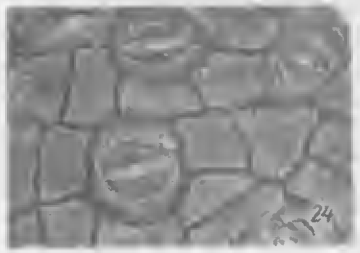

21

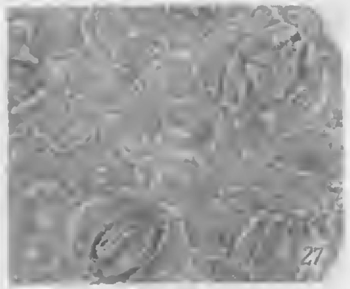
ТАБЛИЦА IV











описываемых растительных остатков к роду *Rapanea* Aubl. В понимании Меца (Mez, 1902) и Уокера (Walker, 1940) род этот включает около 140 видов, распространенных в тропическом и отчасти субтропическом климатах обоих полушарий. По всем признакам описываемое растение обнаруживает наибольшее сходство с современной *R. guianensis* Aubl. (см. табл. II, *9*, *11* и *12*), которая характеризуется продолговатоэллиптическими, к основанию сильно заостренными, на верхушке слегка закругленными или притупленными листьями. Это вечнозеленое небольшое дерево, высотой до 5.5—6.2 м, или кустарник тропических и отчасти субтропических областей Америки. Распространено на Багамских островах, Кубе, Порто-Рико, Ямайке, в Мексике. В Южной Америке достигает юга Бразилии и Боливии. Очень обычен в Гвиане, откуда и был описан Обле. Крайним северным районом распространения этого растения является Флорида, где оно произрастает (Sargent, 1933) на южных склонах вдоль западного и восточного побережий и по берегам р. Индианы. Отличается от описываемого нами вида только в общем более мелкими листьями и несколько большей извилистостью стенок эпидермальных клеток. Впрочем, эти признаки у *R. guianensis*, как и у других растений, подвержены значительным изменениям. По величине и форме листовой пластинки наше растение также сходно с некоторыми африканскими видами этого рода (например, с *R. rhododendroides* Pilg. с Килиманджаро и др.). Имеется также большое внешнее сходство с растением Канарских островов — *Pleiomeris canariensis* DC., но у последнего очень рельефно выступает третичная сеть жилок, чего у видов *Rapanea* не наблюдается.

Rapanea, насколько мне известно, по ископаемым находкам описывалась только Андреанским (Andreanszky, 1959) для сарматских отложений Венгрии. Но у венгерского растения листья мелкие (всего лишь 2.6 см дл.), а вторичные жилки многократно разветвлены и расположены под углом 50—60°. Из других ископаемых *Myrsinaceae* по форме листа могут сопоставляться с нашими растениями некоторые *Myrsine* s. l., часть из которых, если исходить из мецовского (Mez, 1902) понимания родов *Myrsine* и *Rapanea*, возможно, также принадлежит к р. *Rapanea*. Но среди таких форм, в том числе и приводимых для ископаемых флор Кавказа, по деталям жилковании нет тождественных нашему виду. Не исключена возможность, что некоторые крупные цельнокрайние листья, сопоставляемые палеоботаниками с родом *Ficus*, в частности такие, которые вслед за Геером (Heer, 1856—1859) описываются и в новейшей палеоботанической литературе (Givulescu, 1962) как «*Ficus*» *lanceolata* Heer, в действительности принадлежат мирзиновым и могут сближаться с *Rapanea*. По-видимому, не без основания в свое время Лораном (Laurent, 1904—1905) была сделана попытка истолковать находки *Ficus lanceolata* швейцарской флоры как принадлежащие *Myrsinaceae*. Но для окончательного решения этих вопросов мы не располагаем необходимым материалом.

Распространение. Нижние слои среднего сармата Западного Предкавказья, район г. Крымска, долина р. Шибок.

2. *Rapanea kubanensis* Pashkov sp. n.

(Табл III, *15—18*, рис. 3 и 4)

Голотип. Обр. 810 из сарматских отложений Западного Предкавказья, район г. Крымска, долина р. Шибок. Сборы автора, 1959 г. Хранится на кафедре ботаники Ростовского университета.

Диагноз. Листья кожистые, цельнокрайние, лоснящиеся, от ланцетных до широколанцетных, с коротким, около 1 см дл., несколько крылатым черешком, к основанию постепенно клиновидно суженные, с наибольшей шириной у основания верхней трети листовой пластинки. Верхушка ширококлиновидная, почти треугольная, островатая. Размеры листа варьируют в значительных пределах: от 8 до 20 см дл. и от 2 до 6 см шир. Средняя жилка очень толстая, прямая, вдоль морщинистая, прослеживается до самой верхушки листа, снизу сильно выступающая, сверху бороздчатая. Боковые жилки очень тонкие, слабо проявляющиеся, перистые, отходящие в средней части листовой пластинки под углом примерно 30°, а в нижней под еще более острым углом, числом от 12 до 22 пар, между собой непараллельные, идут на различном расстоянии друг от друга, по пути следования беспорядочно изогнутые, некоторые на различной высоте вильчато разветвленные, верхушки их у самого края листа круто вверх загнутые, не образующие видимых анастамозов, теряющиеся. Между некоторыми боковыми жилками имеются по одной или две различной длины промежуточные жилки. Более мелкие третичные жилки не выявляются. Поверхность полей между боковыми жилками в той или иной мере ямчато-морщинистая. Кутикулярная структура сходна с предыдущим видом. Железки на нижней стороне листа не обнаружены.

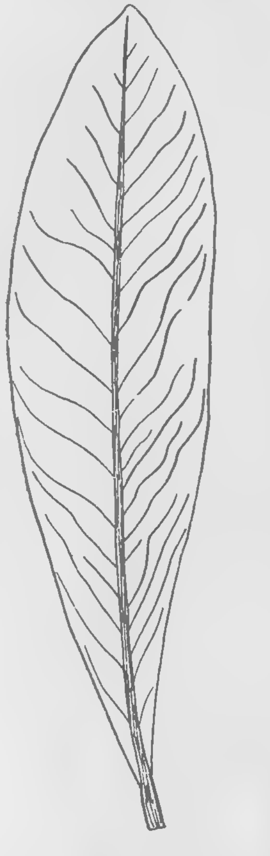


Рис. 3. *Rapanea kubanensis* Pashkov, отпечаток листа (мелколистная форма), обр. 810, натур. вел.

Исследованные образцы: 37, 38, 43, 71, 88, 91, 93, 174, 308, 311, 311a, 330, 354, 419, 421, 439, 471, 473, 475a, 504, 514, 518, 519, 566, 566a, 571, 591, 623, 627, 639, 640, 643, 652, 657, 664, 688, 690, 694, 709, 791 и 810.

Описание. В коллекции имеется 41 отпечаток целых или относительно мало поврежденных листьев и многочисленные фрагментарные остатки. В отложениях на отпечатках часто сохраняются буроватые лоснящиеся фитолеймы — остатки ткани листовых пластинок, позволяющих получать кутикулярные пленки и судить о клеточной структуре эпидермиса этих листьев. Типичная для этого растения форма листовых пластинок и особенности жилкования довольно четко выявляются на большом, имеющемся в моем распоряжении материале. Различия обнаруживаются только в величине листовых пластинок. Среди них можно различить мелколистную форму, представленную на образцах 810, 627, 566 (табл. III, *15—17*, рис. 3) и других, и крупнолистную, представленную на образцах 419 (табл. III, *15*, рис. 4), 421, 664, 311 и др. На обр. 419 листовая пластинка без черешка имеет в длину 20 см, а на обр. 311 — даже 22 см, при ширине около 6 см. Не исключено, что эти 2 типа листовых форм принадлежат в действительности к разным видам *Rapanea*, тем более что каждая из них может сопоставляться с различными, правда, близкими видами современных растений. Однако наличие некоторого числа промежуточных по величине форм и отсутствие в настоящее время других критериев для установления видовой самостоятельности этих форм заставляют пока воздержаться от описания их в качестве различных видов.

Строение эпидермиса описываемых листьев ничем существенно не отличается от эпидермиса у *R. caucasica*. Устьичный комплекс такого же анизоцитного типа. Поэтому описывать кутикулярную структуру этого вида считаю излишним, отмечу лишь, что в эпидермисе нижней стороны листа у *R. kubanensis* железки не обнаружены. Несмотря на отсутствие железок, все остальные признаки *Rapanea* свойственны этому типу листьев и подтверждают принадлежность наших листьев к *Rapanea*.

Сравнение. По общей структуре листовой пластинки, жилкованию и строению эпидермиса описываемый вид во многом сходен с *R. caucasica*; отличается от него прежде всего более узкими листьями, более длинным и более оттянутым основанием листовой пластинки, смещенностью наиболее широкой части ее к верхушке, которая всегда остротреугольная и никогда не бывает округлой или притупленной, что в сильной степени свойственно листьям *R. caucasica*; более острым углом отхождения боковых жилок от главной и, по-видимому, иным расположением железок на листе. У некоторых современных видов *Rapanea* хорошо обнаруживаемые железки располагаются только вдоль завернутого вниз края листа, в остальных же частях листовой пластинки они отсутствуют или выявляются с большим трудом и далеко не всегда.

Из современных мирзиновых *R. kubanensis* обнаруживает наибольшее сходство с весьма полиморфной *R. neriifolia* (Sieb. et Zucc.) Mez и некоторыми близкими к ней видами. *R. neriifolia* — вечнозеленый кустарник или невысокое (до 12 м выс.) дерево, распространенное в Восточной Азии довольно широко: от Индо-Китая до южных островов Японии, где она встречается в разнородных по составу лесах и в зарослях кустарников, поднимаясь в горы до высоты 1400 м над ур. м., особенно часто встречается в приморских провинциях Китая и на Тайване. В лесах Юго-Западного Китая (Юннань) распространена особая крупнолистная разновидность этого вида — *R. neriifolia* var. *junnanensis* (Mez) Walker, которую Мец (Mez, 1902) рассматривал в качестве самостоятельного вида.

По Уокеру (Walker, 1940), в горных лесах Юннани эта разновидность поднимается до высоты 2000—2600 м над ур. м. По сборам в провинции Гуанси Уокером описана *R. kwangsienensis* Walker, отличающаяся очень крупными (от 11 до 22 см дл. и от 4 до 7 см шир.) листьями, которые по форме и деталям жилкования удивительно близки к крупнолистным формам нашего растения. Важно при этом отметить, что вторичные жилки *R. neriifolia* s. l. выявляются очень слабо, а рассеянные железки на нижней стороне листа очень плохо заметны или совсем не обнаруживаются. Что же касается *R. kwangsienensis*, то в числе признаков этого вида Уокером отмечается наличие железок только по краю листа и отсутствие их на остальной поверхности листовой пластинки. Все это говорит в пользу правомерности предположения о былых связях между ископаемым *R. kubanensis* и кругом современных форм, входящих в цикл *R. neriifolia* s. l. Нахождение листьев *R. kubanensis* среди большого количества ископаемых лавровых указывает также на возможную ценотическую связь между сарматскими лесами Западного Предкавказья и современными горными лесами Юго-Западного Китая, которые также отличаются обилием лавровых.

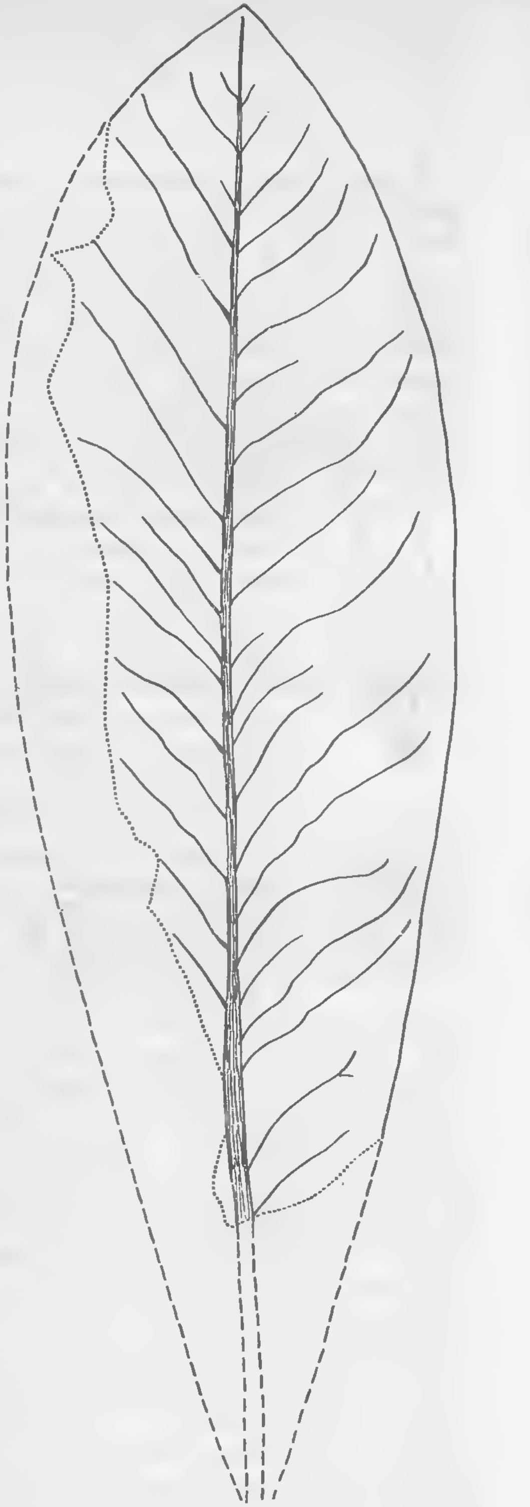


Рис. 4. *Rapanea kubanensis* Pashkov, отпечаток листа (крупнолистная форма), обр. 419, натур. вел.

Распространение. Нижние слои среднего сармата Западного Предкавказья, район г. Крымска, долина р. Шибок.

Сем. ***Loranthaceae*** A. Jussieu, 1808

3. *Viscum album* L. fossilis

(Табл. I, *7*; табл. II, *13—14*; табл. IV, *24—26*; рис. 5)

В коллекции имеется всего лишь один отпечаток (обр. 950) с превосходно сохранившейся фитолеймой (обр. 950а), позволившей получить очень хорошую кутикулярную пленку.

Это плотный кожистый, слегка асимметричный, цельнокрайний ланцетный лист 3.8 см дл. и 1.2 см шир. с закругленной верхушкой и клиновидно суженной нижней частью, постепенно переходящей в плохо отграниченный короткий плоский черешок. На фитолейме в месте прикрепления черешка к стеблю (табл. II, *14*) хорошо заметно характерное для *Viscum* косое углубление в виде кармашка. Из основания листовой пластинки выходят 3 основные, слабо выступающие над поверхностью жилки, теряющиеся в верхней части ее. От крайних жилок наружу под острым углом отходит еще по одной жилке, которые теряются уже в начале верхней половины листа. Более мелкое жилкование не выражено. Поверхность между жилками слабо вдоль морщинистая.

Эпидермис (табл. IV, *24—25*) сильно кутинизирован, по структуре с обеих сторон листовой пластинки совершенно одинаков. Основу его составляют гладкостенные, преимущественно прямоугольные по форме клетки, в расположении которых определенного порядка не наблюдается. Устьичный аппарат состоит из замыкающих и 2 побочных клеток, расположенных параллельно оси устьичной щели (парацитного типа). Устьица овальные, в большом числе, устьичные щели ориентированы в различных направлениях.

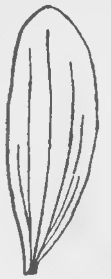


Рис. 5. *Viscum album* L. fossilis, отпечаток листа, обр. 950, натур. вел.

Форма листа, жилкование, особенности строения эпидермиса не вызывают сомнения в принадлежности этого ископаемого к роду *Viscum* L. По всем признакам оно практически не отличимо от современного *Viscum album* L., с которым я отождествляю свою ископаемую находку. Современный *V. album* — один из самых широко распространенных видов этого рода, это вечнозеленое полупаразитное растение, встречающееся в больших количествах в современных лесах Кавказа, доходящее на север до средней полосы РСФСР и Белоруссии. Вне СССР оно распространено в лесах Западной Европы, в Малой Азии, на значительных пространствах субтропических и тропических областей Азии. Ранее ископаемые находки этого вида не были известны. Достоверно ископаемые *Viscum* до сих пор известны только из единственного местонахождения — плиоценовых отложений Stegodon (Япония), они были отнесены Мики (Miki, 1937) к *V. coloratum* Nakai. Ряд находок, известных из третичных отложений Зап. Европы, описываются как *Viscophyllum*. Недавно Крейзель и Вейланд (Kräusel und Weyland, 1959) описали, в частности, *Viscophyllum markodurense* из Рейнских отложений ГДР и ФРГ. По строению эпидермиса он очень сходен с нашим, однако приведенный этими авторами рисунок (рис. 3, стр. 150) не позволяет отождествить наше ископаемое с растением из Зап. Германии. От нашего растения оно резко отличается жилкованием. У описанного ими вида от средней жилки отходит большое количество перисто расположенных боковых жилок, а наружные ответвления базальных жилок образуют по внешнему краю листовой пластинки явно выраженные петли. Ничего подобного у нашего растения не наблюдается.

ЛИТЕРАТУРА

Колаковский А. А. (1956). Плиоценовая флора Дуаба. Тр. Сухумск. бот. сада, IX. — Колаковский А. А. (1957). Первое дополнение к Кодорской плиоценовой флоре (Меоре-Атара). Тр. Сухумск. бот. сада, X. — Колаковский А. А. (1958). Первое дополнение к Дуабской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, XI. — Колаковский А. А. (1959). Второе дополнение к Кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, XII. — Колаковский А. А. (1963). Понтическая флора Пицунды. Тр. Сухумск. бот. сада, XIV. — (Палибин И. В.) Palibin I. W. (1906). Über die Flora der sarmatischen Ablagerungen der Krym und Kaucasus. Зап. Минер. общ., XLIII, 1. — Палибин И. В. (1937). Ископаемая флора Годерзского перевала. Тр. БИНа АН СССР, сер. I, 4. — Палибин И. В. (1947). Нижне-олигоценовая флора горы Дарры-Даг в бассейне р. Аракса (Закавказье). Тр. БИНа АН СССР, сер. I, 6. — Тахтаджян А. Л. (1963). Неогеновая флора Годердзского перевала. Часть I. Тр. БИНа АН СССР, сер. VIII, 4. — Узнадзе М. Д. (1946). Флора Годердзской свиты. Сообщ. АН Груз. ССР, VII, 7. — Andreanszky G. (1959). Die Flora der sarmatischen Stufe in Ungarn. — Givulescu R. (1962). Die fossile Flora ven Valea Neagra. Bezirk Chrisana. Rumanien. Palaeontographica, 110, 5—6. — Heer O. (1855—1859). Flora tertiaria Helvetiae, 1, II, III. — Kräusel R. und H. Weyland. (1959). Kritische Untursuchungen zur Kuticularanalyse tertiärer Blätter, IV. Palaeontographica, 105, B, 5—6. — Laurent L. (1904—1905). Flora pliocene cinerites du pas-de-la Mougudo et de saint-vincent-la Sabie (Cantal). Ann. d. Mus. Histor. Natur. d. Marsielle Geolog., IX. — Metcalfe C. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons, I, II. — Mez C. (1902). *Myrsinaceae*. Das Pflanzenreich, 9, IV. — Miki S. (1937). Plant fossils from the Stegodon Beds and Elephas Beds near Akashi. Japan. Journ. Bot., VIII. — Sargent Ch. (1933). Manual of the trees of the North America (exculsive of Mexico). — Walker E. H. (1940). A Rivision of the castern Asiatic *Myrsinaceae*. The Philippine Journ. of Sci., 73, 1—3.

Ростовский
государственный университет.

THE DISCOVERY OF PLANTS OF THE SARMATIAN FLORA IN THE WESTERN CIS-CAUCASIAN AREA

By G. D. Pashkov

SUMMARY

The article comprises a general characterization of a new locality (the valley of the river Shibok, in the vicinity of the town Krymsk) where numerous fossil representatives of the Middle Sarmatian flora of the Western Cis-Caucasian Area, rich and diverse in its composition, were found. Two new species are described that were discovered among these finds, viz. *Rapanea caucasica* Pashkov and *R. kubanensis* Pashkov (*Myrsinaceae*), as well as a specimen of *Viscum album* L. fossilis. The descriptions of these plants include their cuticular structures.

УДК 581.5 : 581.145 : 582.751.1

В. А. Верещагина

ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ *OXALIS ACETOSELLA* L.

С 8 рисунками и 1 таблицей рисунков

(Получено 8 III 1965)

Экология цветения и опыления растений темнохвойной тайги до сих пор не являлась предметом специального исследования. Имеющиеся по этому вопросу сведения довольно отрывочны и не объединены общей трактовкой. Между тем данный вопрос представляет особый интерес, причем не только в отношении собственно антэкологии, но также и филоценогенеза темнохвойной тайги. Последняя, как известно, является очень древней формацией и обладает крайне своеобразной внутренней фитосредой. Условия этой фитосреды наложили свой отпечаток на морфологию и физиологию растений свиты темнохвойного леса, в том числе, несомненно, и на характер цветения и опыления их. Это влияние, если учесть древность темнохвойной тайги, должно быть глубоким. Изучение цветения и опыления таежных растений должно выяснить адаптации их в этой сфере к особым фитоклиматическим и биотическим условиям темнохвойного леса.

Это — одна сторона вопроса. Другая же заключается в том, что данные по биологии и экологии растений тайги (в том числе и по их антэкологии) могут помочь, по мнению А. И. Толмачева (1954), в решении вопроса о происхождении самой тайги.

Изучение антэкологии растений темнохвойного леса проводилось нами в Печоро-Ылычском государственном заповеднике, в верховьях Печоры, у места слияния р. Шайтановки с р. Печорой. В постановке этих исследований мы следовали А. Н. Пономареву (1960). В данной статье излагаются наши наблюдения по антэкологии и эмбриологии *Oxalis acetosella*, являющейся наиболее характерным компонентом таежного флористического комплекса.

Род *Oxalis* насчитывает около 800 видов, распространенных в Южной Америке и Южной Африке. Небольшая часть видов рода приурочена к тихоокеанским горным районам Средней и Северной Америки (R. Knuth, 1914; Zuccarini, 1925; Толмачев, 1954; Иванов, 1957; Овчинников, 1961).

Американские и африканские виды *Oxalis*, как показали недавние цитологические исследования *Oxalidaceae* (Marks, 1956), образуют специализированные группы внутри рода. Американские кислицы различаются по величине хромосом и их основным числам при сравнительно малой плоидности, в то время как африканские виды, не имея больших различий в величине и основных числах хромосом, высокоплоидны. По степени плоидности ($2n=22$, $x=11$) *O. acetosella* примыкает к американским видам (Marks, 1956; Mathew, 1958).

Секция *Acetosellae* почти целиком распространена в северном полушарии. Сюда относятся *O. acetosella* и замещающие ее виды в тихоокеанской части Америки — *O. oregana* T. et Gr., *O. micrantha* Bert. и в Восточной Азии *O. griffithii* (R. Knuth, 1914).

Широкое распространение некоторых видов *Oxalis* (*O. acetosella*, *O. corniculata*, *O. stricta*) Райхе (Reiche, 1896) объяснял тем, что они мономорфны, т. е. имеют только одну форму цветков со строго определенным соотношением длины тычинок и столбиков. Многим видам *Oxalis* свойственна гетеростилия, они ди- или триморфны. Мономорфные виды всегда более плодовиты, чем ди- и триморфные.

O. acetosella — единственный вид рода, связанный с тайгой. Длительное существование *O. acetosella* в условиях темнохвойной тайги, наложившее свой отпечаток на все вегетативные органы этого растения, естественно, не могло не повлиять на характер цветения и опыления этого вида. Сведения по этому вопросу немногочисленны и неполны. Они сосредоточены в основном в сводках П. Кнута (Knuth, 1898—1905) и Г. Куглера (Kugler, 1955).

Одной из замечательных особенностей антэкологии кислицы обыкновенной является наличие у нее цветков двоякого рода: хазмогамных, открытых, и клейстогамных, закрытых, постоянно самоопыляющихся.

Экология цветения и опыления хазмогамных цветков *Oxalis acetosella* L.

На территории Печоро-Ылычского заповедника, по данным многолетних фенологических наблюдений (Календарь природы Печоро-Ылычского заповедника, 1950—1960 гг.), *O. acetosella* цвела в следующие сроки (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Фенологические сроки цветения кислицы обыкновенной в разные годы в Печоро-Ылычском заповеднике

	1950	1951	1952	1956	1957	1958	1960
Начало цветения	30 V	29 V	15 VI	27 V	22 V	7 VI	27 VI
Массовое цветение	2 VI	1 VI	16 VI	—	—	12 VI	2 VII

По нашим наблюдениям, в 1963 и 1964 гг. в верховьях Печоры кислица обыкновенная начинала цвести в середине июня (рис. 1). Как видно из рис. 1, сроки прохождения фенофаз в 1963 и 1964 гг. в общем совпадают.

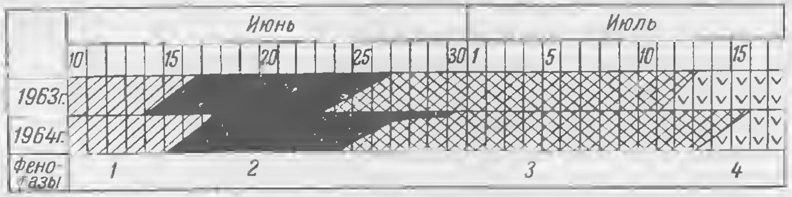


Рис. 1. Феноспектр *Oxalis acetosella*.

Фенофазы: *1* — вегетация до цветения; *2* — цветение; *3* — созревание семян; *4* — рассеивание семян.

Разница в сроках зацветания кислицы в лучше освещенных и прогреваемых солнцем местах по сравнению с пихтово-еловым лесом составляет 5—7 дней. Зацветание и цветение проходят очень дружно, увядание несколько растянуто. В среднем период полного цветения составляет 7—8 дней. Цветение кислицы происходит в то время, когда у других таежных растений лишь трогаются в рост побеги этого года.

Белые хазмогамные цветки *O. acetosella* (рис. 2) четко выделяются на окружающем фоне. Они актиноморфны, 1.5—2 см в диаметре, с 5 чашелистиками и лепестками; у основания каждого лепестка — желтое пятно, от которого расходятся 5—7 фиолетовых жилок (рис. 3, *а*). Согласно Куглеру (1955), фиолетовые жилки и желтое пятно являются указателем нектара. Ресслер (Rössler, 1900) предполагал наличие нектарников у кислицы, но не обнаружил их. По нашим наблюдениям, в цветках кислицы имеется нектар в виде крошечной капли в месте соединения лепестков с основанием завязи. Нектарники представляют собою овальной формы бугорки, образованные крупными выпуклыми клетками. Внутренняя сторона бугорков, обращенная к средней линии лепестка, густо усажена железистыми волосками. Число их уменьшается к краю лепестка (рис. 4). Нектар, хотя и в малом количестве, выделяется, по-видимому, этими железками. Реакция Молиша с α-нафтолом на сахара и реакция с фелинговой жидкостью дали четкий положительный результат. При полевых наблюдениях нектар неизменно обнаруживался в цветках. Наблюдения велись после высыхания росы, в дневные часы, над цветками 1, 2 и 3-го дня цветения. На 4-й и 5-й день цветения нектар уже отсутствует; к этому времени бледнеют и фиолетовые жилки на лепестках.

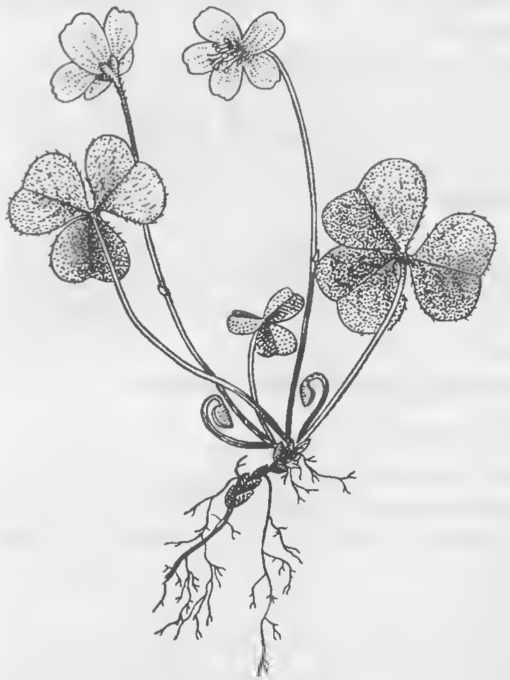


Рис. 2. Хазмогамные цветки *O. acetosella*.

Тычинок в цветке 10. Они располагаются в 2 круга. Тычинки внешнего круга в 2 раза короче тычинок внутреннего. 5 рылец возвышаются над пыльниками внутреннего круга примерно на $^1/_3$ своей длины (рис. 3, *б*). Вскрытие пыльников осуществляется продольной щелью по внешней стороне, экстрорзно по отношению к рыльцам. При высокой влажности воздуха пыльники раскалываются; при рассматривании их под лупой ясно видна щель, но стенки пыльника не расходятся. При уменьшении влажности воздуха щель увеличивается, стенки пыльника отворачиваются, расходятся (рис. 5). Все пыльники вскрываются одновременно.

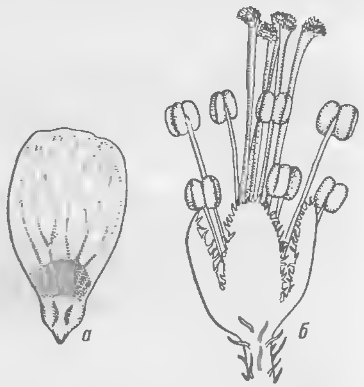


Рис. 3. Лепесток хазмогамного цветка кислицы обыкновенной (*а*) и взаимное расположение пыльников и рылец в хазмогамном цветке (*б*) (часть тычинок и лепестки удалены).

Пыльцевые зерна из пыльников хазмогамных цветков почти шаровидные, трехбороздные. Борозды длинные, широкие, с ровным краем. Мембрана борозд несет остатки элементов сэкзины. Скульптура экзины сглаженно мелкобугорчатая. Размеры пыльцевого зерна по полярной оси 32.4—37.2 μ, по экваториальной оси — 37.2—39.6 μ.

Пыльцевые зерна собраны в группы. Пыльца не сыпуча. Число пыльцевых зерен в пыльнике достигает 380—400 шт.[1] Вся пыльцевая продукция цветка определяется, таким образом, числом 3800—4000 пыльцевых зерен. Пыльца сохраняется в пыльниках в течение 3—4 суток. Поникание цветков на ночь способствует ее сохранению.

Ко времени распускания рыльца в цветке влажны, липки, с хорошо развитыми сосочками. В течение 3—5 суток рыльца остаются свежими. Согласно П. Кнуту (1898—1905) и Г. Куглеру (1955), цветки *O. acetosella* гомогамны. Мы считаем их слабо протогиничными, поскольку вскрытие пыльников наступает примерно через час после распускания цветка.

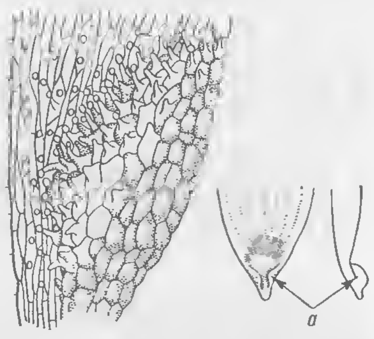


Рис. 4. Нектарник хазмогамного цветка кислицы обыкновенной.

а — расположение нектарников на лепестке.

Как следует из сказанного, цветки кислицы обыкновенной носят явно энтомофильный характер. Никаких специальных устройств, обеспечивающих автогамию, в цветке не обнаруживается: рыльца и пыльники достаточно удалены друг от друга и не могут прийти в соприкосновение, так как длина их различна. На ночь цветки кислицы поникают. Распускание цветков и выпрямление их цветоножек происходит, согласно Кернеру (Kerner, 1902), в 6—9 утра. Наши наблюдения согласуются с этими данными, но в некоторых случаях распускание цветков несколько запаздывает, начинаясь в 8 утра. На характер распускания оказывают влияние условия освещенности, температура и влажность воздуха. Для иллюстрации приводим данные одновременных наблюдений в пихтово-еловом лесу и в молодом осиново-березовом лесу за 16 и 17 июня 1964 г. Влажность и температура воздуха измерялись с помощью психрометра Ассмана, освещенность — люксметром Ю-16 (табл. 2).

Максимум распускания цветков кислицы в том и другом типе леса приходится на 8—9 часов утра; в условиях лучшей освещенности и более высокой температуры распускание цветков происходит интенсивнее. Площадки для наблюдения за ритмикой распускания брались в обоих случаях одинакового размера (1 м²). Разницу в количестве распускавшихся цветков следует отнести за счет лучшего развития и более обильного цветения куртин кислицы в березняке. По всей вероятности, тенелюбивость кислицы имеет свой предел, ниже которого развитие хазмогамных цветков задерживается.

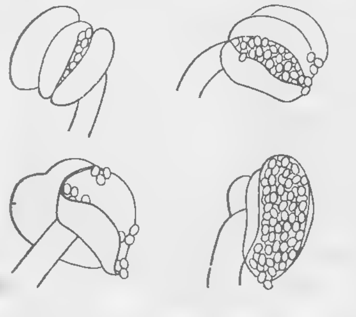


Рис. 5. Вскрытие пыльника кислицы обыкновенной.

Цветки 1-го и 2-го дня цветения хорошо отличаются друг от друга. В 1-й день цветения венчик имеет колокольчатую форму, цветки чуть-чуть наклонены, не выпрямляются полностью. Двухдневные цветки почти колесовидны, цветоножка прямая. Однодневные цветки окраской жилок и нектарного пятна не отличаются от двухдневных.

Об опылении хазмогамных цветков кислицы обыкновенной насекомыми почти ничего не известно. По данным Райхе (Reiche, 1896), некоторые виды рода *Oxalis* с воронковидным венчиком опыляются пчелами и бабочками, если нижняя часть венчика срослась в трубочку, как например у *O. macrostylis* Jacq. с Капской земли. П. Кнут (1898—1905) указал в качестве частых посетителей цветков кислицы Meligethes Steph. (отряд

---

[1] Число пыльцевых зерен в пыльнике подсчитывалось таким путем: продвигая покровное стекло по прямой линии, раздавливали пыльник. Содержимое его распределялось на предметном стекле в виде узкой полоски, умещающейся в ширину в поле зрения микроскопа. Передвигая препарат, мы подсчитывали число пыльцевых зерен в 10 пыльниках и брали среднее значение.

ТАБЛИЦА 2

Суточный ход распускания цветков *Oxalis acetosella*

		16 июня, часы:					17 июня, часы:						
		7	8	9	10	11	5	6	7	8	9	10	11
Пихтово-еловый лес	Температура воздуха (в °C)	9.8	12.4	13.8	14.2	15.0	4.2	6.4	9.4	13.0	14.4	16.8	17.5
	Относительная влажность воздуха	73%	70%	61%	41%	40%	85%	83%	75%	54%	45%	40%	30%
	Освещенность (в люксах)	1450	5200	24000	11000	9000	1350	1400	2000	2400	24000	31000	28000
	Число распустившихся цветков	—	2	72	18	—	—	—	—	11	64	34	—
Осиново-березовый лес	Температура воздуха	10.6	13.8	15.8	16.8	18.4	4.8	7.0	10.2	13.8	16.0	17.4	18.2
	Относительная влажность воздуха	78%	61%	49%	47%	42%	82%	78%	72%	52%	43%	30%	28%
	Освещенность (в люксах)	2950	7000	27000	13500	12000	5400	3000	4400	7800	31000	38000	35000
	Число распустившихся цветков	—	62	75	49	21	—	15	118	210	154	—	—

жесткокрылых, сем. блестянки), Omalium floralis (отряд жесткокрылых, сем. Staphilinidae — хищники) и трипсов (отряд пузыреногих). Отмечено было также посещение цветков кислицы медоносной пчелой (Apis) и шмелем земляным (Bombus terrester L.). По нашим наблюдениям, *O. acetosella*, по сравнению с другими растениями темнохвойной тайги, посещалась насекомыми наиболее часто. Может быть, это стоит в связи с тем, что она цветет раньше других таежных растений, вследствие чего конкуренция с их стороны (отвлечение насекомых) исключена. Шмели, наблюдаемые нами на чернике, цветущей почти одновременно с кислицей, на цветках последней не встречались. Насекомые посещают цветки кислицы, вероятно, ради пыльцы. Они обычно не стремятся проникнуть в глубь цветка, к нектарникам, а ограничиваются поеданием пыльников. Посещения насекомых довольно длительны, от 30 секунд до 1.5 минуты. В цветке насекомые ведут себя активно, и нередко после одного только визита все пыльники оказываются растерзанными, на лепестках — рассеяна пыльца и остатки пыльников. Пыльца прилипает к телу насекомых, что обнаруживалось при просмотре их под микроскопом.

Состав насекомых, посещающих цветки *O. acetosella*, довольно разнообразен.[1] Они в основном принадлежат к 2 отрядам — жесткокрылых (Coleoptera) и двукрылых (Diptera). Из жесткокрылых отмечены Selatosomus latus F., Athous subfuscus Müll. ,Agriotes sputator L., Anthobium sp., а из двукрылых — Melanostoma scalare F., M. mellinum L., Syrphus ribesii L., S. luniger Mg., Empididae, Lioriidae; чаще всего встречались в цветках Ahthobium sp., Empididae, Melanostoma scalare F. и M. mellinum L.

Виды, отмеченные Кнутом, в наших сборах отсутствовали. Журчалки (сем. Syrphidae), представленные в наших сборах, были отмечены Г. Куглером (1955) в качестве регулярных посетителей цветков. Среди жуков также встречаются формы, которые, посещая цветки в поисках пыльцы и нектара, становятся полезными опылителями. В числе таких жуков Куглер упоминает Agriotes, собранные нами с цветков *O. acetosella*.

Таким образом, энтомофилия играет определенную роль в опылении кислицы. Но мы не можем утверждать, что насекомые производят перекрестное опыление. Поскольку цветки кислицы гомогамны и автофертильны (Kugler, 1955), насекомые, посещающие цветки ее, способствуют прежде всего ее самоопылению, изредка производя и перекрестное опыление. Автогамия в цветках кислицы возможна также при поникании их на ночь, когда на рыльца может попасть пыльца, высыпавшаяся на лепестки. Наши опыты с изоляцией куртин кислицы марлевыми изоляторами и подсчет завязавшихся плодов при изоляции и свободном цветении показали, что процент завязывания плодов при свободном цветении (62.6%) был в 2 раза выше, чем при изоляции (29.2%). Этот факт можно объяснить деятельностью насекомых, способствовавших опылению.

Пестрый состав насекомых, посещающих цветки кислицы, привлекаемых пыльцой, следы нектара, высокий процент автогамных цветков свидетельствуют о том, что подлинная энтомофиля у кислицы обыкновенной утрачена при сохранении энтомофильного характера цветка. Тем не менее случайно подвергаясь перекрестному опылению, хазмогамные цветки дают семена, из которых образуются особи, отличающиеся более высокой жизненностью, что было доказано еще Ч. Дарвином (1876) для других видов. В утрате подлинной энтомофилии большую роль несомненно сыграла своеобразная фитосреда под пологом темнохвойной тайги.

Клейстогамия у *Oxalis acetosella*

Клейстогамные цветки у кислицы обыкновенной, открытые первоначально Мишле (1860 г.), были затем изучены Молем (цит. по: Дарвин, 1877, П. Кнут, 1898—1905, Goebel, 1904) и Ч. Дарвином (1877). Последующие авторы в своих описаниях клейстогамных цветков у *O. acetosella* следовали в основном Молю и Дарвину. Клейстогамия у кислицы обыкновенной носит облигатный характер. Наряду с хазмогамными цветками у нее обязательно встречаются клейстогамные.

Клейстогамия в сем. *Oxalidaceae* не представляет исключительного явления, свойственного только *O. acetosella*, но обнаружена и у других видов этого рода; по-видимому, она имеет более широкое распространение, чем нам сейчас известно. Согласно старым данным П. Кнута (1899), клейстогамия имеется у *O. stricta* L., *O. corniculata* L., *O. lasiandra* Zucc., *O. incarnata* L., *O. lobata* Sims. Р. Кнут (1930) сообщал о частичной клейстогамии *O. micrantha* Bert. У этих видов она факультативна. Кнут назвал их фотоклейстогамами, желая подчеркнуть, что клейстогамия их вызывается недостатком света. Недавно к списку клейстогамов был добавлен еще один вид — южноамериканская *O. lespedezioides* Don (Lourteig, 1962). К облигатным клейстогамам, образующим постоянно и клейстогамные и хазмогамные цветки, кроме *O. acetosella*, П. Кнутом (1898—1905) была отнесена *O. sensitiva* (*Biophytum sensitivum* DC.). Последующие исследования почти не прибавили сведений о клейстогамии *O. acetosella*; лишь Куяла (Kujala, 1926) отмечает большое значение в возобновлении *O. acetosella* обильно плодоносящих клейстогамных цветков. К *O. acetosella* систематически близки, по указанию А. И. Толмачева, *O. obtriangulata* (лиственные леса Дальнего Востока), *O. griffithii* (юго-восточная Азия) и *O. magellanica* (юг Южной Америки и Новая Зеландия). О клейстогамии у них мы не располагаем сведениями.

---

[1] Определение насекомых было проведено в Зоологическом институте АН СССР проф. А. А. Штакельбергом (Diptera) и мл. научн. сотр. К. Б. Зиновьевой (Coleoptera). Пользуясь случаем, приношу им глубокую благодарность.

Клейстогамные цветки кислицы обыкновенной не превышают 3 мм и напоминают по внешнему виду бутоны хазмогамных цветков. Они сидят на розоватых цветоножках, достигающих 1—3 см длины, но тем не менее всегда скрыты в лесной подстилке или мху (рис. 6). Появление их совпадает с началом созревания семян в коробочках хазмогамных цветков; в Печоро-Ылычском заповеднике это бывает в конце июня.

Клейстогамные цветки имеют, подобно хазмогамным, 5 чашелистиков с фиолетово-бурыми пятнышками, 5 лепестков и 10 тычинок, располагающихся в 2 круга. Чашелистики развиты более или менее нормально, лепестки же сильно редуцированы и имеют вид крошечных чешуек (рис. 7, *в*). Фиолетовые жилки, желтое пятно, нектарники, характерные для хазмогамных цветков, исчезли, жилкование лепестков проще. Пыльники коротких тычинок внешнего круга мелки (рис. 7, *б′*). Гебель (1904) и Р. Кнут (1930) считали, что они стерильны и лишены пыльцы. Наши исследования показали, что микроспорогенез в пыльниках коротких тычинок протекает нормально, но число пыльцевых зерен в них ничтожно и исчисляется единицами. Пыльники в клейстогамном цветке располагаются интрорзно по отношению к рыльцам. Гинецей клейстогамного цветка сходен по строению с хазмогамным. Разница состоит в том, что столбики у клейстогамных цветков короче и сосочки на рыльцах развиты хуже. Размеры столбиков могут варьировать; рыльца могут находиться на одном уровне с пыльниками длинных тычинок или немного превышать их. В некоторых случаях ясно выраженных столбиков нет, и рыльцевая поверхность располагается в верхней части плодолистиков.

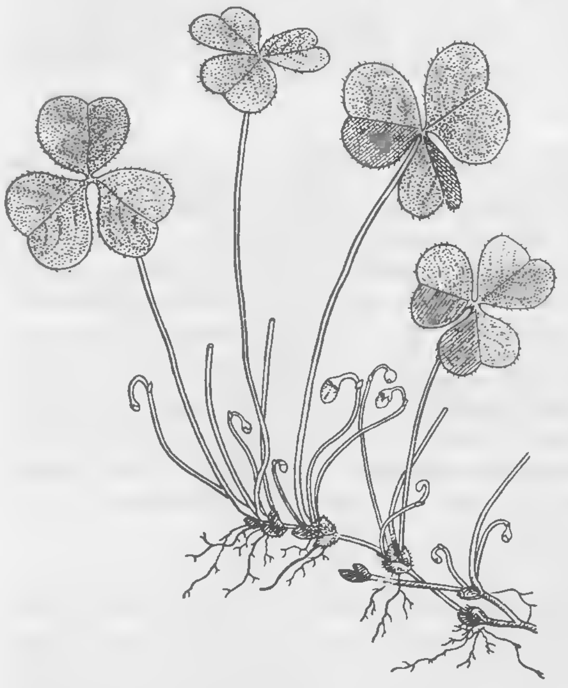


Рис. 6. Клейстогамные цветки кислицы обыкновенной на разных фазах развития.

Пыльники в клейстогамных цветках ни у коротких, ни у длинных тычинок никогда не вскрываются. Даже трехдневное пребывание в сухом воздухе, по данным Рёсслера (1900), не может заставить их вскрыться. Пыльца прорастает в пыльниках, и пыльцевые трубки проникают через его стенку. Рёсслер (1900) утверждает, что в росте пыльцевых трубок нет строгой направленности, они растут во всех направлениях. По нашим наблюдениям, рост пыльцевых трубок в пыльнике ориентирован в сторону рыльца. Выходя из пыльника, трубки могут изгибаться очень круто, но рост их неизменно продолжается в сторону рыльца (рис. 7, *в′*).

Развитие клейстогамного цветка происходит довольно быстро. От появления цветочной почки (время закладки археспориальных клеток) до созревания семян проходит 4—5 недель. Мы выделили 4 фазы в развитии цветков. Переход от одного состояния цветка в другое происходит постепенно, и границы между фазами проведены условно, но по внешнему виду цветка с уверенностью можно судить об его внутреннем состоянии.

1 фаза. Цветочная почка в виде овального розового утолщения 1—1.5 мм на конце короткой цветоножки (5—7 мм длины). Цветоножки изогнуты и цветочные почки скрыты в лесной подстилке. В эту фазу происходит заложение археспориальных клеток в семяпочках и пыльниках (рис. 7, *а*, *а′*).

2 фаза. Фаза формирования зародышевого мешка и пыльцы. Ясно различимы зеленые чашелистики с фиолетово-бурыми крапинками по краям, охватывающие весь цветок. Длина его 2 мм, ширина 1—1.2 мм (рис. 7, *б*, *б′*).

3 фаза. Оплодотворение. Длина цветка 2.5—3 мм, ширина 1—1.2 мм. Становится хорошо заметным венчик в виде белого колпачка. Зародышевый мешок сформирован, пыльца прорастает. Пыльники и рыльца связаны пыльцевыми трубками (рис. 7, *в*, *в′*).

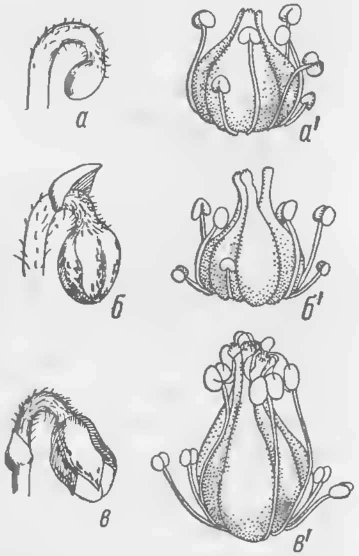


Рис. 7. Развитие клейстогамного цветка.

а, *б*, *в* — изменение внешнего вида цветка (увел. 10); *а′*, *б′*, *в′* — завязи с пыльниками в эти же фазы (увел. 25); *в′* — опыление, пыльцевые трубки прорастают через стенки пыльников.

4 фаза. Начало образования коробочки. Венчик, выталкиваемый разрастающейся завязью, опадает. В семяпочках происходит интенсивный рост зародышей и развитие эндосперма. Размеры коробочки в это время 3.5—4 мм длины и 2.5—3 мм ширины.

Коробочка быстро растет, ее рост сопровождается удлинением цветоножки.

Изучая антэкологию кислицы обыкновенной, мы сделали попытку выяснить зависимость клейстогамии у нее от условий среды. Из литературы известно, что клейстогамия во многих случаях явно обусловлена теми или иными факторами внешней среды: низкой или высокой температурой, избыточным увлажнением, засухой, затенением или ярким освещением, длиной дня, условиями атмосферной влажности и почвенного питания и т. д. К этой точке зрения склонялись Ч. Дарвин (1877), П. Кнут (1898—1905), Гёбель (1904), Кернер (Kerner und Hansen, 1913) и др. Эпхоф (Uphof, 1938) в обзоре литературы по данному вопросу назвал это явление «экологической клейстогамией». В последние годы экологическая клейстогамия описана у некоторых злаков и маревых (Dyksterhuis, 1945; Brown, 1952; Пономарев и Лыкова, 1960; Пономарев, 1961, 1964; Лыкова, 1964).

С целью выяснения экологической природы происхождения клейстогамии у кислицы обыкновенной мы сделали подсчеты количества хазмогамных и клейстогамных цветков в разных фитоценозах, различающихся по условиям освещенности и увлажнения (табл. 3). Для подсчета цветков в начале июня (время появления бутонов хазмогамных цветков) закладывались метровые площадки с куртинами кислицы в разных типах леса, а затем подсчитывалось на них число хазмогамных цветков. В середине июля все растения кислицы с площадки осторожно выбирались вместе с корневищами и у них подсчитывались клейстогамные цветки. Освещенность измерялась в 8 часов утра в период наиболее интенсивного распускания хазмогамных цветков кислицы, в ясную погоду, трижды на каждом участке.

Приведенные в табл. 3 данные, а также результаты некоторых других наблюдений позволяют нам высказать следующие соображения по поводу экологической обусловленности процесса цветения у кислицы. Клейстогамия у кислицы обыкновенной зависит, как мы думаем, прежде всего от степени освещенности участка.

В светлом осиново-березовом лесу (7000—8000 лк) и умеренно тенистом, изреженном порубкой разнотравно-кисличном ельнике (3600—5200 лк) кислица цвела наиболее обильно. В этих условиях у нее образова-

ТАБЛИЦА 3

Соотношение количества хазмогамных и клейстогамных цветков в разных условиях обитания с различной освещенностью

Показатели	Осиново-березовый лес на вершине увала, сухо	Ельник-зеленомошник разнотравно-кисличниковый, изреженный в нижней части пологого склона. Умеренное увлажнение	Густой тенистый ельник с мертвой подстилкой в верхней части северного склона увала, сухо	Ельник крупнопапоротниковый очень тенистый сильно увлажненный
	7000—8000 лк	3600—5200 лк	2200—3500 лк	2200—2300 лк
Общее количество цветков на учетной площадке . .	652[1]	613[1]	528[2]	535[2]
Соотношение в %				
хазмогамных	70.6	68.1	47	35.1
клейстогамных	29.4	31.9	53	64.9

лось в среднем около 200 цветков на 1 м^2 куртины, причем более $^2/_3$ из них (70—68%) цвели хазмогамно, а остальные (29.4—31.9%) были клейстогамными. Совсем иначе обстояло дело в густом тенистом крупнопапоротниковом ельнике и в ельнике с мертвой подстилкой. На этих участках, в условиях сильного затенения (освещенность 2200—3500 лк), кислица цвела значительно более скудно (около 100 цветков на 1 м^2 куртины в среднем для 5 метровок), причем, и это самое главное, клейстогамные цветки в данном случае явно преобладали. Особенно резко клейстогамное цветение кислицы обыкновенной было выражено в ельнике крупнопапоротниковом (участок IV), где клейстогамные и хазмогамные цветки встречаются в соотношении 64.9 и 35.1%. Такой сдвиг цветения кислицы обыкновенной на этом местообитании в сторону клейстогамии был связан не только с сильным затенением, но, по-видимому, также и с избыточным увлажнением.

В этом отношении представляют интерес наблюдения, сделанные на участке разнотравно-кисличникового ельника-зеленомошника, расположенном по берегу р. Шайтановки недалеко от места ее впадения в Печору. В результате сильного разлива рек весной 1964 г. цветение кислицы на этом участке сильно запоздало; оно началось лишь 23 июня и было скудным. Первые распустившиеся цветки были совершенно нормальными. Цветки, распускавшиеся позднее (с 25—26 июня), были недоразвиты: длина цветоножки и размеры венчика в 2 раза меньше обычных, фиолетовые жилки на лепестках отсутствовали, желтое нектарное пятно чуть намечалось (рис. 8). Рыльца находились почти на одном уровне с пыльниками длинных тычинок, что делало возможным самоопыление. Пыльники в некоторых цветках располагались интрорзно по отношению к рыльцам, как в клейстогамном цветке, в других — перпендикулярно к оси тычиночной нити, но не экстрорзно, как в хазмогамном. Эти цветки завязали нормальные коробочки. К середине июля куртины кислицы пышно разрослись, образовав большое количество листьев и клейстогамных цветков (80—90 на 1 м^2).

Таким образом, обильное клейстогамное цветение кислицы на этом участке в июле 1964 г. как бы компенсировало ее скудное и запоздалое (вследствие разлива) хазмогамное цветение.

Отчетливые различия в количественном соотношении хазмогамных и клейстогамных цветков мы констатировали не только в зависимости от местообитания (освещенность, увлажнение), но и в разные годы, отличающиеся по метеорологическим условиям. Наблюдая в 1962 г. цветение кислицы в Пермской области (Юсьвинский район), мы обнаружили у нее тоже огромное количество клейстогамных цветков. Такую массовую клейстогамию в последующие годы (1963—1964) нам ни разу, ни при каких условиях освещенности не приходилось отмечать. Упомянутые годы резко различались по метеорологическим условиям: май и июнь 1962 г. в Пермской области были очень дождливыми, тогда как лето 1963—1964 г. в Печоро-Ылычском заповеднике было очень жарким и сухим.

Косвенным подтверждением нашего предположения о том, что повышенное и избыточное увлажнение тормозит развитие хазмогамных цветков и способствует клейстогамии, является образование у кислицы обыкновенной в этих условиях сильно редуцированных цветков. Такие редуцированные цветки, переходные от хазмогамных к клейстогамным изредка встречались нам в Юсьвинском районе Пермской области во влажное лето 1962 г. в период созревания коробочек хазмогамных цветков.

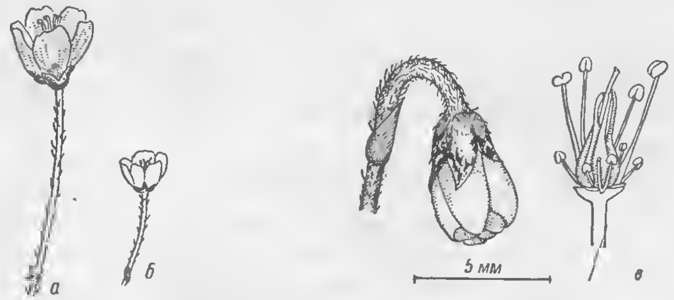


Рис. 8. Нормальные (*а*) и редуцированные (*б*) хазмогамные цветки кислицы обыкновенной (увел. 2); *в* — переходная форма цветка от хазмогамного к клейстогамному.

Это мелкие (не больше 5 мм), чуть раскрывшиеся цветки; обычное соотношение длины тычинок и столбиков у них нарушено: некоторые столбики могут быть выше остальных, так что рыльца в таком случае находились на одном уровне с пыльниками длинных тычинок (рис. 8, *в*). Пыльники коротких тычинок были мелкие, зеленоватые, лепестки цветка без фиолетовых жилок, венчик не раскрывался полностью.

Такие переходные формы цветков между хазмогамными и клейстогамными наблюдал и Ч. Дарвин: «Мои растения росли в горшках, и долго после того, как завяли совершенные цветы (речь идет о хазмогамных цветках, — *В. В.*), они принесли не только клейстогамные, но и несколько маленьких открытых цветков, которые занимали промежуточное положение между двумя типами цветов. В одном из них пыльцевые трубки из более низко расположенных пыльников достигли рыльца, хотя цветок был открыт» (Дарвин, 1948 : 237—238).

Изложенные факты свидетельствуют об экологическом характере происхождения клейстогамии у *O. acetosella*. Клейстогамия у нее обусловлена в основном сильным затенением и отчасти повышенным или избыточным увлажнением. Она бывает выражена в зависимости от условий освещения и увлажнения в разной степени, но всегда имеет место. В разные годы и в разных местообитаниях соотношение между хазмогамными и клейстогамными цветками может меняться. О том же говорит и наличие редуцированных переходных цветков. Клейстогамия представляет собою биологически важную адаптацию *O. acetosella* к фитоклимату темнохвойной тайги, позволившую ей стать вернейшим спутником последней.

Эмбриология *Oxalis acetosella*

Сведения об эмбриологии *O. acetosella* скудны и совершенно недостаточны (Dahlgren, 1915; Schürhoff, 1924; Gorczynski, 1929). В отечественной литературе данные по эмбриологии кислицы обыкновенной совсем отсутствуют. Наша работа в некоторой степени восполняет имеющийся пробел.

---

[1] Подсчет сделан на 3 м^2.
[2] Подсчет сделан на 5 м^2.

Мы исследовали развитие мужского и женского гаметофита хазмогамных и клейстогамных цветков, с тем чтобы установить, насколько затронула редукция клейстогамного цветка его эмбриональные структуры.[1]

Поскольку развитие женского гаметофита у хазмогамных и клейстогамных цветков, по нашим наблюдениям, протекает совершенно тождественно, а развитие мужского гаметофита во многом сходно, мы ограничимся здесь изложением данных эмбриологического исследования клейстогамных цветков, подчеркивая отличия там, где они имеются.

Завязь клейстогамного цветка образована 5 плодолистиками. В каждом гнезде завязи располагаются 2—3 семяпочки, анатропные, тенуинуцеллятные. Археспориальная клетка закладывается субэпидермально (см. таблицу, *1*). Одновременно с ее выделением из ткани нуцеллуса дифференцируются интегументы, возникающие в результате периклинальных делений группы эпидермальных клеток. Интегументы хорошо выражены, быстро растут и охватывают нуцеллус, принимая участие в образовании микропиле (*1*, *2*, *3*). Внутренний слой 1-го интегумента (эндотелий) выстилает полость зародышевого мешка. Наружный слой внешнего интегумента выделяет толстую кутикулу, впоследствии принимающую участие в разбрасывании семян. Нуцеллус представлен одним слоем клеток вокруг макроспороцита (*1*, *2*, *3*). В период формирования макроспор начинается его дегенерация.

В результате I и II деления мейоза формируется тетрада макроспор линейного типа (*3*). Мейозис правильный (Sharma and Chatterji, 1960). 3 микропилярные макроспоры вскоре дегенерируют, а халазальная развивается в зародышевый мешок (*3*) типа *Polygonum* (Магешвари, 1954). На начальных стадиях зародышевый мешок интенсивно растет в направлении продольной оси семяпочки (*4*, *5*). Зрелый зародышевый мешок 8-ядерный — яйцеклетка, 2 синергиды, 2 полярных ядра, 3 антиподы, но последние быстро дегенерируют, вследствие чего в зрелом зародышевом мешке они нами не наблюдались (*6*). Это отмечалось для разных видов Биллингсом (Billings, 1901), Шюрхоффом (Schürhoff, 1924), Шнарфом (Schnarf, 1931). Эндосперм нуклеарный, ядра его с ростом зародыша энергично делятся. В дальнейшем формируется клеточный эндосперм.

Развитие женского гаметофита у хазмогамных цветков протекает тождественно.

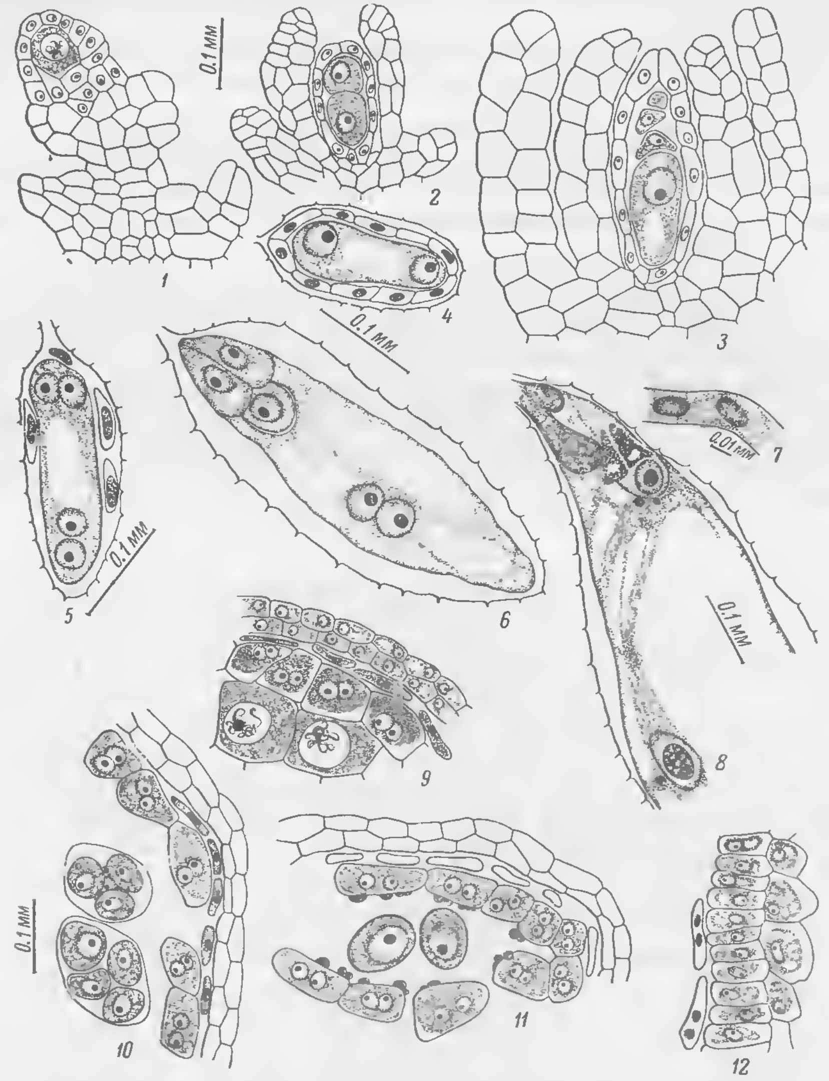
Пыльники клейстогамных цветков подверглись значительной редукции, они меньших размеров и содержат ничтожное количество пыльцы по сравнению с хазмогамными. Пыльники коротких тычинок, вопреки Рёсслеру (Rössler, 1900), нестерильны. Стенка зрелого пыльника клейстогамного цветка состоит из недифференцированных клеток. Эндотеций, в отличие от пыльников хазмогамных цветков (*12*), не выражен, пыльники никогда не вскрываются. Клетки секреторного тапетума богаты плазменным содержимым, двуядерны. Активность их угасает, когда формируются зрелые пыльцевые зерна. Археспориальные клетки крупные, немногочисленные. Развитие пыльцы происходит одновременно с развитием зародышевого мешка, тогда как в хазмогамных цветках микроспорогенез опережает макроспорогенез. Тетрады микроспор образуются по симультанному типу (*10*). В период формирования экзины микроспор на оболочках клеток тапетума обнаруживаются гранулы хорошо окрашивающегося вещества (*10*), за счет которого, вероятно, формируется экзина пыльцевых зерен. Подобную картину наблюдал Убиш (Ubisch, 1927), изучавший развитие пыльцевых зерен *O. rosea*. Космат (Kosmath, 1927) установил наличие такого кутиноподобного вещества для представителей 17 семейств из 36 исследованных.

---

[1] Исследование проведено на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятой методике; срезы окрашивались по Фельгену-Шиффу, метиловым зеленым — пиронином *G* и галлоцианином.

При выполнении эмбриологических исследований я пользовалась советами и указаниями старшего научного сотрудника ВИРа Л. И. Орел, которой приношу глубокую благодарность.

Экзина пыльцевых зерен тонкая. Трехбороздность, характерная для пыльцы хазмогамных цветков, едва намечается. Часть пыльцевых зерен дегенерирует после разделения тетрад, вследствие чего количество их еще более уменьшается. Зрелое пыльцевое зерно содержит вегетативную и генеративную клетки.



Развитие зародышевого мешка и пыльцы у клейстогамных цветков *Oxalis acetosella*.

1 — закладка археспориальной клетки и интегументов; *2* — 2 макроспоры в семяпочке; *3* — 1-ядерный зародышевый мешок, 3 микропилярные макроспоры дегенерируют; *4* — 2-ядерный зародышевый мешок; *5* — 4-ядерный зародышевый мешок, видны остатки нуцеллуса; *6* — зрелый зародышевый мешок; *7* — спермии в пыльцевой трубке; *8* — оплодотворение: спермии около яйцеклетки и центрального ядра, в микропилярном конце пыльцевая трубка; *9* — археспориальные клетки в пыльнике, стенка пыльника недифференцирована, тапетум достиг оптимального развития; *10* — образование тетрад микроспор; *11* — одноядерные микроспоры, на оболочках клеток тапетума гранулы кутиноподобного вещества; *12* — стенка пыльника хазмогамного цветка, эндотеций хорошо выражен.

Процесс оплодотворения клеток протекает нормально. Спермии образуются в пыльцевой трубке (*7*). Пыльцевые трубки проникают в зародышевой мешок через микропиле. Синергиды в момент изливания содержимого пыльцевых трубок мутнеют (*8*).

Как следует из сказанного, макроспорогенез и микроспорогенез в клейстогамных цветках *O. acetosella* происходят по нормальному типу, характерному для большинства покрытосемянных. Женский гаметофит у хазмогамных и клейстогамных цветков имеет одинаковое строение. Воздействие клейстогамии на развитие мужского гаметофита выразилось в редукции пыльников (утрата эндотеция, дегенерация некоторого числа пыльцевых зерен).

Клейстогамия, будучи древним приспособлением к своеобразной фитосреде тайги, тем не менее не внесла коренных изменений в эмбриональные структуры цветка *O. acetosella*.

Наши наблюдения позволяют сделать следующие выводы.

1. Перекрестное опыление насекомыми, несмотря на энтомофильный характер хазмогамных цветков, у *O. acetosella* утрачено и заменено автогамией, которая осуществляется при участии насекомых из отрядов Diptera и Coleoptera.

2. Клейстогамия у *O. acetosella* — явление экологическое и представляет собою важнейшее приспособление к фитосреде темнохвойного леса. Сильное затенение и повышенное увлажнение вызывали увеличение числа клейстогамных и уменьшение количества хазмогамных цветков.

3. Клейстогамия вызвала сильную редукцию околоцветника, утрату эндотеция и частичную дегенерацию пыльцевых зерен, но не повлияла в основном на развитие женского и мужского гаметофита.

Пользуюсь случаем выразить глубокую благодарность проф. А. Н. Пономареву за предложенную тему и руководство работой.

ЛИТЕРАТУРА

Дарвин Ч. (1876). Действие перекрестного опыления и самоопыления. Соч., 6. 1950. — Дарвин Ч. (1877). Различные формы цветков у растений одного и того же вида. Соч., 7, 1948. — Иванов В. Ф. (1957). Фитохимическое исследование кислицы обыкновенной. Сб. научн. работ Моск. фарм. инст., 1. — Календарь природы Печоро-Ылычского заповедника, 1950—1960 гг. — Кернер фон-Марилаун А. (1902). Жизнь растений, 2. — Лыкова Е. И. (1964). Клейстогамия у *Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl и *Halimocnemis villosa* Kar. et Kir. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 114. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Овчинников Г. П. (1961). Кисличка ушковидная *Oxalis corniculata* L. в Таджикистане и ее ботанико-географические связи. Изв. АН Тадж. ССР, отд. сельскохоз. и биолог. наук, 1. — Пономарев А. Н. (1960). Изучение цветения и опыления растений. Полевая геоботаника, 2. — Пономарев А. Н. (1961). Клейстогамия у ковылей. Бот. журн., 9. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 114. — Пономарев А. Н. и Е. И. Лыкова. (1960). Клейстогамия у маревых, ДАН, 135, 5. — Толмачев А. И. (1951). О некоторых архаичных чертах тайги, их экологической и исторической обусловленности. Тр. Томского гос. унив., 116 сер. биолог. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Billings F. H. (1901). Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 88. — Brown W. (1952). The relation of soil moisture to cleistogamy in *Stipa leucotricha*. Bot. Gaz., 113, 4. — Dahlgren K. V. O. (1915). Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und Samenanlagen bei einigen Angiospermen. Svensk. bot. Tidskr., 9. — Dyksterhuis E. I. (1945). Axyllary cleistogenes in *Stipa leucotricha* and their role in nature. Ecology, 26, 2. — Goebel K. (1904). Die kleistogamen Blüten und die Anpassungsteorien. Biol. Centralbl., XXIV, 21, 22. — Gorczynski T. (1929). Badania histo-cytologiczne nad kwiatami kleistogamicznemi u *Lamium amplexicaule*, *Oxalis acetosella* i *Viola odorata*. Acta Soc. Bot. Polon., VI. — Kerner von Marilaun A. und A. Hansen. (1913). Pflanzenleben, 2. — Knuth P. (1898—1905). Handbuch der Blütenbiologie, I, II, III. — Knuth R. (1914). Ein Beitrag zur Systematik und geographischen Verbreitung der Oxalidaceen. Engeln-Fest-Band der Bot. Jahrb. für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. — Knuth R. (1930). *Oxalidaceae*. In: Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus, 95. — Kosmath L. (1927). Studien über das Antherentapetum. Österr. bot. Zeitschr., 76. — Kugler H. (1955). Einführung in die Blutenökologie. — Kujala V. (1926). Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. — Lourteig A. (1962). Cleistogamia en una especie sudamericana de *Oxalis*. Bot. Soc. argentina bot., 10, 1. — Marx G. E. (1956). Chromosome number in the genus *Oxalis*. New Phytol., 55, 1 : 120. — Mathew P. M. (1958). Cytology of *Oxalidaceae*. Cytologia, 23, 2. — Reiche K. (1896). *Oxalidaceae*. In: A. Engler und K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. — Rössler W. (1900). Beiträge zur Kleistogamie. Flora, 87. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Schürhoff P. N. (1924). Zytologische Untersuchungen in der Reiche der *Geraniales*. Jahrb. für wiss. Bot., 63. — Sharma A. and T. Chatterji. (1960). Cytological studies on three species of *Oxalis*. Caryologia, 13, 3. — Ubisch G. (1927). Zur Entwicklunggeschichte der Antheren. Planta, 3, 2/3. — Uphof J. C. Th. (1938). Cleistogamic flowers. Bot. Rev., 4, 1. — Zuccarini J. C. (1925). Monographie der americanischen *Oxalis*-Arten.

Пермский государственный
университет им. А. М. Горького.

THE ECOLOGY OF FLOWERING AND POLLINATION OF *OXALIS ACETOSELLA* L.

By V. A. Vereshchagina

SUMMARY

These studies were carried out in the Pechora-Ilych State Reservation (North Urals). Their objects were the phenology of flowering, the daily course of opening of flowers, the insects visiting the flowers, the antecology and the embryology of *Oxalis acetosella* L. Despite the entomophilous character of the chasmogamic flowers, the obligate cross-pollination by insects was replaced in *O. acetosella* by autogamy. The latter takes place during the drooping of flowers, as well as with the participation of insects.

Cleistogamy has ecological character. It is enhanced by intense shading and high humidity.

УДК 632.51 : 581.526.42 (477.63)

М. А. Альбицкая

ЗАСОРЕННОСТЬ ПОЧВЫ БЕЛОАКАЦИЕВЫХ И ДУБОВЫХ ИСКУССТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ ЗОНЫ ОБЫКНОВЕННОГО ЧЕРНОЗЕМА УССР (КОМИССАРОВСКИЙ ЛЕС)

(Получено 2 XII 1964)

Для выяснения процесса формирования травостоя искусственных лесов, изучения путей его дальнейшего развития и организации эффективной борьбы с ним необходимо знание видового состава и запаса жизнеспособных «семян» [1] в почве. С другой стороны, изучение засоренности почв дает возможность полнее охарактеризовать искусственный лесной биогеоценоз, так как отражает одно из важнейших его свойств — способность к семенному воспроизведению.

Количественный и видовой состав семян в почве наиболее полно изучен в посевах. Исследования И. Н. Шевелева (1922, 1928, 1930, 1937), С. В. Голицына (1939), А. Н. Киселева (1940), П. И. Белозерова (1952), В. С. Подопригора (1960) и др. установили закономерности послойного распределения семян сорняков в почве, зависимость количества их от обработки почвы, а также сезонную и погодную динамику засоренности почв.

Довольно подробно изучены видовой состав и количество жизнеспособных семян в почвах лугов Советского Союза. Особенно много сделано в этом направлении Т. А. Работновым (1948, 1951, 1955), который установил видовой состав и количество семян в почвах различных луговых ценозов. Он выяснил закономерности распределения семян в почвах в соответствии с размещением луговой растительности и составил ряд сводок по данному вопросу. Вопрос о засоренности почв семенными зачатками освещен также в работах Н. А. Антипина (1939), И. Д. Богдановской-Гиенэф (1941), Т. К. Зеленчука (1955, 1959, 1960, 1961) и других. Засоренность почв торфяного болота изучал В. В. Адамов (1925), пустынных формаций — А. Л. Стрелковская (1941).

Работ по почвенной засоренности естественных лесов Советского Союза очень мало. Имеющиеся исследования по данному вопросу Т. А. Мелеховой и др. (1954), Т. В. Мякотина (1957), А. В. Побединского (1958) посвящены изучению запаса семян древесных пород в подстилке и верхних слоях почвы в связи с семенным возобновлением древесных пород на сплошных вырубках. Только в работе В. Г. Карпова (1960) приводится видовой состав и запасы семян травянистых растений до глубины 10 см. Распределение семян и их запасы автором изучались в зависимости от нанорельефа.

Засоренность почв в искусственных лесах степной зоны не изучалась.

Наши исследования по почвенной засоренности искусственных лесов проводились в 1959 г. в Комиссаровском лесном массиве, расположенном в зоне обыкновенного чернозема в 15 км от ст. Эрастовка Днепропетровской области. В основу работы была положена типология искусственных лесов А. Л. Бельгарда (1960б).

Пробные площадки закладывались на суглинистом обыкновенном черноземе в насаждениях теневой (дубовые) и полуосветленной (белоакациевые и с преобладанием ясеня) структуры различных возрастных стадий и типа древостоя. Для сравнения была заложена пробная площадка в посеве ячменя. Всего было заложено 14 пробных площадок.

После тщательного описания растительности пробной площадки на участке в 200 м² брались почвенные пробы буром И. Н. Шевелева (Шевельов, 1937) в шестикратной повторности. Почвенные образцы вынимались до глубины 25 см через каждые 5 см. Диаметр стакана равен 10.5 см. После взятия всех проб производилась отмывка семян. Почвенные пробы промывались на ситах с диаметром отверстий в 0.25 мм. Остаток высушивался и в камеральных условиях отбирались плоды и семена, в дальнейшем производилось их определение и подсчет. Отдельно подсчитывалось общее количество семян и внешне жизнеспособные семена.[1] Последние определялись путем тщательного просмотра и надавливания ланцетом или препаровальной иглой. На основании полученных данных выводилось среднее количество семян из шести повторностей на 1 м² для каждого горизонта и общее их количество до глубины 25 см на 1 га. В том случае, когда среднее количество семян было меньше единицы, мы отмечали их встречаемость как единичную. Почвенные пробы брались в июне, до обсеменения основных видов травостоя. Работа проводилась при участии студентов О. Б. Любашенко и С. Е. Низиновской.

Изучение почвенной засоренности искусственных лесов показало, что количество и видовой состав семян в почве тесно связаны с характером и степенью развития травостоя искусственных лесных биоценозов.

В свою очередь формирование травостоя в искусственных лесах в пределах одного типа лесорастительных условий определяется световой структурой и возрастными стадиями насаждения, а также типом древостоя и степенью воздействия человека на этот древостой (Альбицкая, 1960).

На накоплении семян в почве в значительной степени сказываются их биоэкологические особенности и, в первую очередь, способность длительно сохранять всхожесть, противостоять гниению и т. п.

Благодаря этим их свойствам, в почве часто накапливаются семена растений, редко встречающихся в травостое или в настоящее время в нем отсутствующих (*Glaucium corniculatum* Curt., *Polycnemum arvense* L., *Amaranthus retroflexus* L., *A. albus* L., и др.). И, наоборот, семена ряда видов, широко распространенных в травостое искусственных лесов, нередко встречаются в почве в незначительном количестве или совершенно отсутствуют.

Влияние световой структуры насаждения на видовой состав и количество семян в почве можно проследить на примере двух пробных площадей, заложенных: 1) в семенном 30-летнем дубовом насаждении с редким подлеском в стадии жердняка и 2) в семенном 30-летнем белоакациевом насаждении с кустарниковым подлеском. Обе пробные площади расположены на месте бывшего питомника в 23-м квартале Комиссаровского массива на суглинистом обыкновенном черноземе в суховатом типе лесорастительных условий.

На первой площадке семенное дубовое насаждение имеет сомкнутость крон 0.8 (0.7). Средняя высота дуба 10—11 м; средний диаметр стволов 10 см. Имеется подрост дуба высотой в 2—3 м. В кустарниковом подлеске: 7 крушина слабительная, 2 желтая акация, 1 бересклет европейский. Сомкнутость подроста и кустарникового подлеска 0.3. Наблюдается семенное возобновление клена татарского. Толщина мертвого покрова из

---

[1] Для краткости в дальнейшем тексте под термином «семена» имеются в виду и семена и плоды.

[1] В таблицах общее количество семян приводится в числителе, количество внешне жизнеспособных семян — в знаменателе.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав травостоя дубового насаждения

Виды	Обилие	Покрытие (в %)	Биоморфа	Ценоморфа
Lactuca chaixii Vill.	sol.	1	⊙	sil.[1]
Carex contigua Hoppe	sol.	1	♃	sil.
Galium aparine L.	sol.	1	⊙	sil. ru.
Geum urbanum L.	sol.	0.5	♃	sil. ru.
Malachium aquaticum Fries	sol.	0.5	♃	pr.
Viola suavis M. B.	sol.	0.5	♃	sil.
Taraxacum officinale Wigg.	sol.	0.5	♃	pr. ru.
Chelidonium majus L.	sol.	0.5	♃	sil. ru.
Artemisia absinthium L.	sol.	0.5	♃	ru.
Chenopodium album L.	sol.	0.5	⊙	ru.
Ajuga genevensis L.	sol.	0.5	♃	pr. st.

полуразложившихся и разложившихся листьев дуба 3.5—4 см. Травостой почти отсутствует, единично встречаются следующие виды (табл. 1).

Почвенные образцы на этой пробной площадке брались 4 VI 1959. Данные изучения почвенной засоренности приведены в табл. 2.

Из приведенной таблицы видно, что внешне жизнеспособные семена встречаются единично. Почти не сохраняются в почве и семена древесных и кустарниковых пород. Распределение внешне жизнеспособных семян по вертикальному профилю характеризуется отсутствием их до глубины 10 см. С глубиной количество семян все более возрастает и увеличивается их видовое разнообразие главным образом за счет сорно-полевых видов. Преобладание семян сорняков в нижних горизонтах почвы, по-видимому, отражает бурьянистую стадию развития травостоя до смыкания насаждения.

Сравнение видового состава семян почвы с травостоем дубового насаждения говорит о значительном их различии. Коэффициент общности между ними равен 15%. Изменено также и соотношение ценоморф. Если в травостое дубового насаждения преобладают лесные и сорно-лесные виды, то семена, встречающиеся в почве, принадлежат в основном к сорно-полевым видам.

На второй нашей пробной площадке — семенное белоакациевое насаждение 30 лет, сомкнутость крон 0.7—0.8. Средняя высота белой акации 8—9 м, средний диаметр стволов 12—13 см. Имеется подрост белой акации.

В кустарниковом ярусе: 8 бузина черная, 2 бересклет европейский. Единично боярышник. Сомкнутость подроста и подлеска 0.4. Толщина мертвого покрова из полуразложившихся и разложившихся листьев белой акации и дуба 2.5—3.5 см.

Травостой развит пышно. Господствуют сорно-лесные виды: чистотел *Chelidonium majus* L. и подмаренник цепкий *Galium aparine* L. Видовой состав небогатый (табл. 3). Покрытие травостоя 65—70%.

Почвенные образцы на засоренность брались 5 VI 1959. Видовой состав семян и количественный их подсчет отражены в табл. 4.

Из табл. 4 видно, что по сравнению с дубовым насаждением в культурах белой акации имеется значительно больший запас семян и большее видовое разнообразие их. Общее количество внешне жизнеспособных семян в слое почвы до 25 см равно 172.84 млн на 1 га.

---

[1] Ценоморфы приводятся по А. Л. Бельгарду (1950): sil. (сильванты) — лесные виды; sil. ru. — сорно-лесные виды; pr. (пратанты) — луговые виды; pr. ru — сорно-луговые виды; ru — сорно-полевые виды; st. — (степанты) — степные виды; pr. st. — лугово-степные, опушечные виды.

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и запасы семян в почве искусственного 30-летнего дубового насаждения в слое до 25 см глубины на 1 м² (по горизонтали от 0 до 25 см)

Виды	Среднее количество семян из шести повторностей на 1 м²						Биоморфа	Ценоморфа
	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25		
Chenopodium album L.	ед.[1] / 0	116 / 0	348 / 0	232 / ед.	464 / ед.	232 / ед.	⊙	ru.
Brassica elongata Ehrh.	—	ед. / 0	348 / 0	116 / 0	232 / 0	464 / 0	⚇♃	ru.
Echinochloa crus galli R. et. Sch.	—	—	—	ед. / 0	—	—	⊙	ru.
Melilotus officinalis L.	—	—	—	—	—	ед. / 0	⚇	ru.
Convolvulus arvensis L.	—	—	ед. / 0	—	ед. / 0	ед. / 0	♃	ru.
Brassica sp.	—	—	—	116 / 0	ед. / 0	116 / 0	⊙⚇	ru.
Ajuga genevensis L.	ед. / 0	ед. / 0	116 / 0	116 / ед.	ед. / 0	ед. / ед.	♃	pr. st.
Galium aparine L.	—	ед. / 0	—	—	—	—	⊙	sil. ru.
Coronilla varia L.	—	—	—	ед. / 0	—	—	♃	st.
Carduus acanthoides L.	—	—	—	—	—	ед. / 0	⚇	ru.
Ajuga pseudochia Schost.	—	ед. / 0	—	—	—	—	♃	st.
Amaranthus retroflexus L.	—	—	ед. / 0	ед. / 0	116 / 0	—	⊙	ru.
Robinia pseudoacacia L.	ед. / 0	ед. / 0	—	—	—	—	♄	sil.
Итого	ед. / 0	116 / 0	812 / 0	580 / ед.	812 / ед.	812 / ед.	—	—

ТАБЛИЦА 3

Видовой состав травостоя белоакациевого насаждения

Виды	Обилие	Покрытие (в %)	Биоморфа	Ценоморфа
Chelidonium majus L.	$cop._2$	40	♃	sil. ru.
Galium aparine L.	$cop._1$	20	⊙	sil. ru.
Lactuca chaixii Vill.	sp.	4	⊙	sil.
Viola suavis M. B.	sol. sp.	2	♃	sil.
Taraxacum officinale Wigg.	sol.	1	♃	pr. ru.
Rumax crispus L.	sol.	0.5	♃	pr. ru.
Lactuca serriola L.	sol.	0.5	⊙	ru.
Artemisia absinthium L.	sol.	0.5	♃	ru.

---

[1] В числителе указано количество семян, в знаменателе — количество плодов.

ТАБЛИЦА 4

Видовой состав и запас семян в почве искусственного белоакациевого насаждения в слое до 25 см на 1 м²
(по горизонтали от 0 до 25 см)

Виды	Среднее количество семян из шести повторностей на 1 м²						Биоморфа	Ценоморфа
	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25		
Chelidonium majus L.	696/232	1856/1160	348/348	116/116	ед./ед.	—	♃	sil. ru.
Galium aparine L.	696/696	116/116	ед./ед.	ед./0	ед./0	ед./ед.	⊙	sil. ru.
Brassica sp.	—	116/ед.	ед./0	232/116	116/ед.	116/ед.	⊙	ru.
Amaranthus albus L.	—	232/0	232/0	348/0	348/0	—	⊙	ru.
A. retroflexus L.	—	464/232	464/0	348/0	—	—	⊙	ru.
Chenopodium album L.	—	928/ед.	1972/464	232/116	696/ед.	348/116	⊙	ru.
Ballota ruderalis Swartz	—	116/ед.	—	—	—	—	♃	pr. ru.
Lactuca chaixii Vill.	ед./ед.	—	—	—	—	—	⊙	sil.
Fragaria viridis Duch.	—	—	—	ед./0	—	—	♃	sil.
Polycnemum arvense L.	—	—	—	—	ед./0	ед./0	⊙	ru.
Glaucium corniculatum Curt.	—	ед./ед.	ед./ед.	116/116	ед./ед.	—	—	ru.
Ajuga genevensis L.	—	—	—	—	ед./0	—	♃	pr. st.
Convolvulus arvensis L.	—	—	ед./ед.	—	—	ед./ед.	♃	ru.
Sambucus nigra L.	1972/116	232/0	—	ед./0	—	—	ħ	sil.
Cannabis ruderalis Janisch.	ед./0	—	ед./ед.	ед./0	ед./ед.	ед./ед.	⊙	ru.
Setaria viridis P. B.	—	—	—	—	ед./ед.	—	⊙	ru.
Polygonum convolvulus L.	—	—	—	ед./0	—	—	⊙	ru.
Lithospermum arvense L.	—	ед./ед.	—	—	—	—	⊙	ru.
Robinia pseudoacacia L.	4524/4060	5568/5452	3596/3480	232/232	ед./ед.	116/116	ħ	sil.
Итого	7888/5104	9628/6960	6612/4292	1624/696	1160/ед.	580/232	—	—

В отличие от дубового насаждения, здесь в большом количестве сохраняются семена белой акации, которых на 1 га приходится 133.4 млн, тогда как семян трав значительно меньше — 39.5 млн.

Основная масса семян белой акации находится в лесной подстилке и в слое почвы до 10 см глубиной. В незначительном количестве они присутствуют и до глубины 25 см, что, по-видимому, связано с заносом их из окружающих участков и запашкой в более глубокие слои при обороте пласта.

Распределение семян по вертикали прямо противоположно наблюдающемуся в дубовом насаждении. Наибольшее количество семян здесь сосредоточено в подстилке и в верхних горизонтах почвы до глубины 10 см; глубже происходит резкое их сокращение, что соответствует распределению семян в почвах засоренных посевов и залежей (Шевелев, 1922, 1928, 1937; Голицын, 1939, и др.).

И, наоборот, распределение семян в почвах дубовых насаждений можно сравнить с чистыми парами и посевами (Голицын, 1939). Сравнительный анализ видового состава семян почвы с травостоем белоакациевого насаждения говорит о большем разнообразии видов семян в почве.

Коэффициент общности между видовым составом дубовых и белоакациевых насаждений равен 13%.

Как и в дубовом насаждении, увеличение видового разнообразия семян, сохранившихся в почве белоакациевого насаждения, происходит главным образом за счет сорно-полевых видов — горца вьющегося, вьюнка полевого, щетинника зеленого и других, которые отсутствуют в травостое белоакациевого насаждения и в большом количестве появляются в нижних горизонтах почвы, отражая бурьянистую стадию развития травостоя.

Влияние возрастных стадий на почвенную засоренность можно легко проследить на примере дубовых насаждений Комиссаровского леса, расположенных в суховатом типе лесорастительных условий на обыкновенном суглинистом черноземе. Здесь были заложены 3 пробных площади: 1) в 4-летней культуре дуба до смыкания, в 24 кв.; 2) в семенном 30-летнем дубовом насаждении в стадии жердняка, в 23 кв.; 3) в семенном 50-летнем дубовом насаждении в стадии изреживания, в 35 кв.

4-летняя культура дуба расположена в междурядьях вырубки порослевого дубово-ясеневого насаждения. Кроме 4-летних дубков, имеются более молодые, которые подсаживались позднее. Культура дуба к моменту взятия почвенных проб не пропалывалась и была сильно засорена (табл. 5). В травостое господствовали сорно-полевые виды. Покрытие травостоя 40—50%.

ТАБЛИЦА 5

Видовой состав сорняков в 4-летнем искусственном насаждении дуба

Виды	Обилие	Покрытие (в %)	Биоморфа	Ценоморфа
Convolvulus arvensis L.	cop.$_2$	30	♃	ru.
Cirsium arvense (L.) Scop.	sp.	3	♃	ru.
Carduus acanthoides L.	cop.	10	⚇	ru.
Viola kitaibeliana R. et Sch.	sp.	2	⊙	st. ru.
Lamium amplexicaule L.	sol.	1	⊙	st. ru.
Veronica arvensis L.	sol.	0.5	⊙	st. ru.
Lithospermum arvense L.	sol.	0.5	⊙	ru.
Erigeron canadensis L.	sp.	1	⊙	ru.
Strophiostoma sparsiflora Turcz.	sol.	1	⊙	pr.
Achillea nobilis L.	sol.	0.5	♃	st.
Androsace elongata L.	sol.	0.5	⊙	st. ru.
Crepis tectorum L.	sol.	0.5	⊙	ru.
Ajuga genevensis L.	sol.	0.5	♃	pr. st.
Poa angustifolia L.	sol.	0.5	♃	st.
Artemisia absinthium L.	sp. sol.	1	♃	ru.
Chenopodium album L.	sol.	0.5	⊙	ru.
Taraxacum officinale Wigg.	sol.	0.5	♃	pr. ru.
Zerna tectorum (L.) Panz.	sol.	0.5	⊙	ru.

На нераспаханных междурядьях вырубки преобладали чертополох *Carduus acanthoides* L., чистотел *Chelidonium majus* L., мятлик *Poa angustifolia* L. В меньшем количестве встречались гравилат *Geum urbanum* L., фиалка *Viola kitaibeliana* R. et Sch., лапчатка *Potentilla argentea* L. и др. Почвенные пробы были взяты 8 VI 1959.

Семенное дубовое насаждение в стадии жердняка (кв. 23) описано нами выше. Образцы почвы в нем брались 4 VI 1959.

Семенное 50-летнее дубовое насаждение в стадии изреживания расположено в верхней части пологого склона западной экспозиции. Сомкнутость древостоя 0.7—0.6. Средняя высота дуба 16—17 м, средний диаметр стволов 18—20 см. Развит подрост ясеня обыкновенного, дуба и береста, сомкнутость подроста 0.4. Мертвый покров из полуразложившихся и слабо разложившихся с поверхности листьев дуба и ясеня мощностью 4 см. Травостой почти отсутствует. Редко встречаются следующие виды (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Видовой состав сорняков в семенном дубовом насаждении

Виды	Обилие	Покрытие (в %)	Биоморфа	Ценоморфа
Geum urbanum L.	sol.	0.5	♃	sil. ru.
Lactuca chaixii Vill.	sol.	0.5	⊙	sil.
Lampsana communis L.	sol.	0.5	⊙	sil. ru.
Ajuga genevensis L.	sol.	0.5	♃	pr. st.
Poa compressa L.	sol.	0.5	♃	st.
Lactuca serriola L.	sol.	0.1	⊙	ru.
Polygonum convolvulus L.	sol.	0.1	⊙	ru.
Arenaria brevifolia Gilib.	sol.	0.1	⊙	st. ru.
Hypericum perforatum L.	sol.	0.1	♃	pr. st.
Achillea nobilis L.	sol.	0.1	♃	st.
Chaerophyllum temulum L.	sol.	0.1	♃	sil.
Viola suavis M. B.	sol.	0.1	♃	sil.
Coronilla varia L.	sol.	0.1	♃	st.
Verbascum lychnitis L.	sol.	0.1	⊙	st.
Hierochloē odorata (L.) Wahl.	sol.	0.1	♃	pr.
Thlaspi perfoliatum L.	sol.	0.5	⊙	st.
Campanula bononiensis L.	sol.	0.1	♃	pr. st.
Poa angustifolia L.	sol.	0.1	♃	st.

Имеются всходы ясеня обыкновенного и клена остролистного. Образцы почвы на засоренность брались 11 VI 1959.

Сравнительный анализ почвенной засоренности искусственных дубовых насаждений разных возрастных стадий (табл. 7) показывает, что наибольшее количество семян и их видовое разнообразие наблюдаются в насаждениях до их смыкания. Минимальное количество семян характерно для почвы дубового насаждения в стадии жердняка. Внешне жизнеспособные семена здесь встречаются единично. И, наконец, в почве семенного дубового насаждения в стадии изреживания на 1 га приходится 19.7 млн семян.

Значительные различия имеются и в послойном распределении семян. В молодой культуре дуба в верхнем горизонте почвы (до 5 см) сосредоточено больше половины внешне жизнеспособных семян. С глубиной происходит быстрое падение запаса семян, что соответствует распределению их в насаждениях полуосветленной структуры — белоакациевых и с преобладанием ясеня, а также на засоренных посевах или залежах.

Иначе распределяются семена в почве сомкнутых дубовых насаждений суховатого типа. Наименьшее количество семян здесь имеется в подстилке и в верхних горизонтах почвы до глубины 5 или 10 см (жердняк); в нижних слоях почвы происходит увеличение их количества и видового разнообразия, что характерно для чистых посевов.

ТАБЛИЦА 7

Видовой состав и количество семян в почве дубовых насаждений различных возрастных стадий в слое до 25 см на 1 м² по горизонтам (0—25 см), среднее количество семян из шести повторностей

Виды	Культура 4-летнего дуба (до смыкания)						Семенное 30-летнее дубовое насаждение (стадия жердняка)						Семенное 50-летнее дубовое насаждение (стадия изреживания)					
	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25
Chenopodium album L.		4408/928	2668/812	1160/464	464/ед.	232/0	ед./0	116/0	348/ед.	232/ед.	464/ед.	232/ед.	—	—	/ед.	—	/сд.	/ед.
Ajuga genevensis L.		696/0	928/ед.	812/ед.	696/232	464/348	ед./0	ед./0	116/0	116/ед.	ед./0	ед./ед.	—	—	—	—	—	—
Carduus acanthoides L.	—	3828/ед.	348/0	116/0	ед./0	116/0	—		—	—	—	ед./0	—	/116	/348	/232	/сд.	/ед.
Chelidonium majus L.	—	464/464	116/ед.	ед./0	ед./ед.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Marrubium praecox Janka	—	232/232	ед./0	—	ед./ед.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Myosotis intermedia Link	—	348/348	116/ед.	ед./ед.	116/ед.	116/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Viola kitaibeliana R. et Sch.	—	2320/1276	696/464	116/116	116/сд.	ед./ед.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Convolvulus arvensis L.	—	ед./0	—	ед./0	116/ед.	ед./0	—	—	сд./0	—	ед./0	ед./0	—	—	/ед.	—	/сд.	—
Cannabis ruderalis Janisch.		116/0	ед./0	ед./0	—			—		—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fragaria viridis Duch.	—	232/0	116/0	348/0	232/ед.	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lamium amplexicaule L.	—	928/348	580/464	ед./ед.	—	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 7 (*продолжение*)

Виды	Культура 4-летнего дуба (до смыкания)						Семенное 30-летнее дубовое насаждение (стадия жердняка)						Семенное 50-летнее дубовое насаждение (стадия изреживания)					
	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25
Polycnemum arvense L.	—	ед./ед.	116/0	116/ед.	116/ед.	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	/ед.	/348	/116	/ед.	/ед.
Amaranthus retroflexus L.	—	348/ед.	—	—	—	—	—	—	ед./0	ед./0	116/0	—	—	—	—	—	—	—
Brassica elongata Ehrh.	—	116/0	232/0	116/0	116/0	348/0	—	ед./0	348/0	116/0	232/0	464/0	—	/ед.	/116	/116	/116	/348
Veronica arvensis L.	—	116/0	—	—	ед./0	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sisymbrium altissimum L.	—	116/0	ед./0	ед./0	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Melilotus offcinalis L.	—	116/0	—	ед./0	ед./0	—	—	—	—	—	—	ед./0	—	—	—	—	—	—
Brassica sp.	—	ед./0	ед./0	ед./0	ед./0	116/0	—	—	—	116/0	ед./0	116/0	—	—	—	—	/ед.	—
Arenaria brevifolia Gilib.	—	116/0	ед./0	—	ед./0	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	/ед.	—	—	—	—
Potentilla argentea L.	—	116/0	—	—	—	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa nemoralis L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	/ед.	—	—
Setaria viridis P. B.	—	116/ед.	116/ед.	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 7 (*продолжение*)

Виды	Культура 4-летнего дуба (до смыкания)						Семенное 30-летнее дубовое насаждение (стадия жердняка)						Семенное 50-летнее дубовое насаждение (стадия изреживания)					
	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25
Urtica dioica L.	—	ед./0	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hyosciamus niger L.	—	116/0	—	—	—	ед./0		—	—	—	—	—	—	—	—		/ед.	—
Galium aparine L.	—	—	—	—	—	—	—	ед./0	—	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—
Coronilla varia L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед./0	—	—	—	—	—	/ед.	—	—
Ajuga pseudochia Schost.	—	—	—	—	—	—	—	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fraxinus excelsior L.	—	116/0	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	/ед.	—	—	—	—	—
Robinia pseudoacacia L.	—	—	—	—	—	—	ед./0	ед./0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polygonum convolvulus L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	/116	/ед.	/ед.	/ед.
Medicago erecta Kotov	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	/ед.	—	/ед.	—	—
Geum urbanum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	/ед.	—	—	—	—
Итого	—	14964/3596	6032/1740	2784/580	1872/232	1392/348	ед./0	116/0	812/0	580/ед.	812/ед.	812/ед.	/ед.	/116	/928	/464	/116	/348

Сравнение видового состава семян почвы с травостоем дубовых насаждений говорит о значительном их различии (табл. 8).

Для сравнения нами изучалась почвенная засоренность посева ячменя, расположенного среди леса на обыкновенном суглинистом черноземе. Засоренность ячменя незначительная. Наиболее распространенными здесь были следующие сорняки: *Ambrosia artemisiaefolia* L. — sp. sol., *Chenopodium album* L. — sp., *Cirsium arvense* (L.) Scop. — sp. gr., и др. Всего зарегистрировано 17 видов.

ТАБЛИЦА 8

Коэффициент общности между видовым составом семян почвы и травостоем искусственных дубовых насаждений разных возрастных стадий

	Культура дуба 4 лет (до смыкания)	Семенное дубовое насаждение 30 лет (стадия жердняка)	Семенное дубовое насаждение 50 лет (стадия изреживания)
Коэффициент общности (в %) . . .	24.2	15	14.8

Образцы почвы на засоренность были взяты 7 VI 1959. Запас и распределение семян в почве отражены в табл. 9. Общее количество внешне жизнеспособных семян в слое почвы до 25 см глубины равно 104 млн на 1 га. Распределение их по вертикальному профилю характеризуется постепенным нарастанием до глубины 20 см. В горизонте 20—25 см количество их несколько снижено. Такое распределение семян характерно для чистых посевов (Голицын, 1939) и прямо противоположно данным Шевелева (1922) для засоренных посевов УССР.

Во всех горизонтах почвы преобладают сорно-полевые виды. Наибольшее количество семян принадлежит однолетним пожнивным сорнякам — щетиннику *Setaria viridis* P. B., мари *Chenopodium album* L., щирице *Amaranthus albus* L., щетиннику *Setaria glauca* P. B., которые в большом количестве встречаются в почвах посевов УССР (Шевелев, 1922, 1937; Подопригора, 1959).

Таким образом, изучение почвенной засоренности искусственных лесов наглядно показывает, что в степной зоне дубовые насаждения (теневая структура) наиболее эффективны в борьбе с сорной травянистой растительностью, так как способствуют резкому снижению запаса семян сорняков в почве.

Выводы

1. Количество семян в почве и их послойное распределение тесно связаны с развитием травостоя, который в одинаковых лесорастительных условиях зависит от световой структуры насаждения, возрастных стадий, типа древостоя и степени воздействия человека на древостой. Наименьший запас семян в почве имеется в насаждениях теневой структуры (дубовом насаждении в стадии жердняка), с неразвитым травостоем (почти отсутствует). Здесь внешне жизнеспособные семена встречаются единично. Максимальное количество семян характерно для насаждений полуосветленной структуры (белоакациевых и с преобладанием ясеня) с развитым травостоем. Количество внешне жизнеспособных семян здесь колеблется от 97.5 млн (порослевое дубово-ясеневое насаждение) до 172 млн (белоакациевое насаждение) на 1 га.

2. Распределение семян по вертикальному профилю почвы дубовых насаждений характеризуется постепенным нарастанием количества их с глубиной, что соответствует чистым посевам, тогда как в белоакациевых насаждениях максимум семян находится в верхних горизонтах почвы, что характерно для очень засоренных посевов и залежей.

3. Сравнение видового состава семян в почве с видовым составом травостоя искусственных насаждений выявляет значительное их различие; коэффициент общности между ними колеблется в пределах 14.8%—24.2%. В почве изученных древесных искусственных насаждений и в посеве ячменя часто встречаются семена видов, отсутствующих в травостое (*Polycnemum arvense* L., *Glaucium corniculatum* Curt., *Amaranthus retroflexus* L., *A. albus* L. и др.), что, по-видимому, связано с их способностью сохраняться в почве в течение длительного времени.

ТАБЛИЦА 9

Видовой состав и количество семян в почве посева ячменя до глубины 25 см на 1 м² по горизонтали (0—25 см)

Виды	Среднее количество семян из шести повторностей на 1 м²					Биоморфа	Ценоморфа
	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25		
Polygonum convolvulus L.	$\frac{232}{116}$	$\frac{232}{116}$	$\frac{232}{0}$	$\frac{116}{\text{ед.}}$	$\frac{116}{\text{ед.}}$	⊙	ru.
Brassica sp.	$\frac{\text{ед.}}{0}$	—	$\frac{\text{ед.}}{\text{ед.}}$	$\frac{\text{ед.}}{\text{ед.}}$	—	⊙	ru.
Chenopodium album L.	$\frac{928}{232}$	$\frac{812}{348}$	$\frac{696}{232}$	$\frac{1044}{348}$	$\frac{1160}{348}$	⊙	ru.
Amaranthus albus L.	$\frac{928}{232}$	$\frac{1160}{348}$	$\frac{1276}{348}$	$\frac{1276}{348}$	$\frac{696}{\text{ед.}}$	⊙	ru.
Setaria viridis P. B.	$\frac{696}{232}$	$\frac{1044}{232}$	$\frac{1508}{1392}$	$\frac{1740}{1392}$	$\frac{1160}{928}$	⊙	ru.
S. glauca P. B.	$\frac{928}{696}$	$\frac{1392}{696}$	$\frac{1508}{696}$	$\frac{1160}{696}$	$\frac{464}{464}$	⊙	ru.
Polycnemum arvense L.	$\frac{116}{0}$	$\frac{116}{\text{ед.}}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	$\frac{116}{0}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	⊙	ru.
Stachys recta L.	$\frac{\text{ед.}}{0}$	$\frac{116}{0}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	—	$\frac{116}{0}$	♃	st.
Brassica elongata Ehrh.	$\frac{\text{ед.}}{0}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	—	—	⊙	ru.
Hyoscyamus niger L.	—	$\frac{\text{ед.}}{0}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	$\frac{116}{0}$	⊙	ru.
Lithospermum arvense L.	—	—	—	$\frac{\text{ед.}}{0}$	—	⊙	ru.
Convolvulus arvensis L.	—	—	—	$\frac{\text{ед.}}{0}$	—	♃	ru.
Lotus corniculatus L.	—	$\frac{\text{ед.}}{0}$	—	—	—	♃	pr.
Echinochloa crus-galli (L.) Roem. et Schult.	—	—	$\frac{116}{\text{ед.}}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	⊙	ru.
Polygonum aviculare L.	—	—	—	$\frac{\text{ед.}}{0}$	$\frac{\text{ед.}}{0}$	⊙	ru.
Solanum nigrum L.	—	—	—	$\frac{\text{ед.}}{0}$	—	⊙	ru.
Итого	$\frac{3828}{1508}$	$\frac{4872}{1740}$	$\frac{5336}{2668}$	$\frac{5452}{2784}$	$\frac{3828}{1740}$	—	—

4. Для сомкнутых искусственных насаждений (дубовых и белоакациевых) характерно увеличение с глубиной семян сорняков, которые, по-видимому, отражают бурьянистую стадию развития травостоя до смыкания насаждения. При перепашке почвы и обороте пласта часть семян этих видов, по-видимому, была занесена в глубокие слои почвы.

ЛИТЕРАТУРА

Адамов В. В. (1925). Семена сорных трав на низинном торфянике Комаровского болота. Зап. Белорусск. гос. инст. сельск. и лесн. хоз., 9. — Альбицкая М. А. (1960). Основные закономерности формирования травяного покрова в искусственных лесах степной зоны УССР. В монографии: Искусственные леса степной зоныУкраины. — Антипин Н. А. (1939). К вопросу о семенном возобновлении в луговых травостоях. Сов. бот., 1. — Белозеров П. И. (1949). О всхожести семян сорных трав, извлеченных из пахотного слоя почвы. Докл. Всес. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 1. — Белозеров П. И. (1952). Динамика засоренности полевых почв центральной части Вологодской области. Докл. Всес. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 3. — Бельгард А. Л. (1950). Лесная растительность юго-востока УССР. — Бельгард А. Л. (1960а). К теории структуры искусственного лесного сообщества в степи. В монографии: Искусственные леса степной зоны Украины. — Бельгард А. Л. (1960б). Введение в типологию искусственных лесов степной зоны. В монографии: Искусственные леса степной зоны Украины. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1941). Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог. наук, 20. — Голицын С. В. (1939). Засоренность полевых почв Курской области. Тр. Воронежск. гос. унив., X, 5. — Зеленчук Т. К. (1955). Насіння в грунті сінокосів Дублянської долини Львівської області. Сб. научн. тр. ЛГУ, VII. — Зеленчук Т. К. (1959). Запаси насіння в грунті пасовищ Дублянської долини в околицях Львова. Наук. зап. Науково-природознавчого музею АН УРСР, VII. — Зеленчук Т. К. (1960). Семенное возобновление луговых травостоев в Дублянской долине Львовской области. Автореферат канд. диссерт. — Зеленчук Т. К. (1961). Содержание жизнеспособных семян в луговых торфянистых почвах Львовской области. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., XVI (3). — Карпов В. Г. (1960). О видовом составе живых семян и запасе их в почве ельника-черничника. Тр. МОИП, III. — Киселев А. Н. (1940). Динамика запаса семян сорняков в почве и ее роль в деле обоснования системы борьбы с сорняками. Тр. Тимирязевск. с.-х. акад. Юбилейный сб., 3, Полеводство. — Мелехова Т. А., П. Н. Пастухова и А. А. Корелина (1954). К вопросу о запасе семян в почве. В сб.: Концентрированные рубки в лесах Севера. — Мякотина Т. В. (1957). Почвенный запас семян хвойных. Вестн. с.-х. науки, 5. Всес. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина. — Побединский А. В. (1958). Использование почвенного запаса семян в целях возобновления леса. Бюлл. научно-техн. информ., 9. Всес. н.-и. инст. лесовод. и механиз. лесн. хоз. — Подопригора В. С. (1960). Жизнеспособность семян поздних яровых сорняков в почве степи УССР. Бот. журн., 2. — Работнов Т. А. (1948). Жизнеспособные семена в почвах луговых ценозов. Успехи соврем. биолог., 26, 4. — Работнов Т. А. (1951). Живые семена в почвах лугов Окской поймы. Вопр. кормодобыв., 3. — Работнов Т. А. (1955). Некоторые данные о содержании всхожих семян в почвах луговых сообществ. В кн.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Стрелковская А. Л. (1941). Засемененность почв каракулеводческих пастбищ пустыни Узбекистана. Всес. н.-и. инст. каракулеводства. Бюлл. № 4. — Шевелев И. Н. (1922). Видовой состав и распределение семян самообсеменяющихся сорных растений в почве. Тр. Екатериносл. с.-х. опытн. ст., 5. — Шевелев И. Н. (1928). Методы и результаты исследования распределения семян сорных растений в почве полей степной полосы Украины. Дневн. Всес. съезда ботаников в Ленинграде в 1928 г. — Шевелев И. Н. (1930). Результаты исследования сорных растений в опытных севооборотах. Восточно-степная обл. с.-х. опытн. ст., отд. сорн. раст., 56. — Шевельов І. Н. (1937). Бурʼяни УРСР. Заходи боротьби з ними. Ілюстрований їх визначник.

Днепропетровский
государственный университет.

CONTAMINATION OF THE SOIL OF THE ARTIFICIALLY PLANTED *QUERCUS* AND *ROBINIA* STANDS IN THE ZONE OF THE ORDINARY CHERNOZEM OF THE UKRAINIAN S. S. R. (COMISSAROVSKIY FOREST)

By M. A. Albitzkaya

SUMMARY

The article comprises the data on the contamination of the soil in the artificially planted oak and false-acacia stands growing on the ordinary loamy chernozem in the Ukrainian S.S.R. It was shown by these studies that the abundance of weed seeds and their distribution in the soil are associated with the development of herbage swards in the oak and false-acacia stands. The reserve of seeds of herbage plants is the scantiest in the oak stands with closed canopy, which suggests the highest efficiency of oak stands for the control of distribution of weeds.

ТОМ 50 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1965, № 8

УДК 582.952.6 (Р479)

Э. С. Терехин и Г. И. Иванова

К СИСТЕМАТИКЕ КАВКАЗСКИХ ЗАРАЗИХ

С 1 рисунком

(Получено 18 XII 1964)

В течение двух полевых сезонов нам довелось экскурсировать по территории Тебердинского государственного высокогорного заповедника. Заповедник охватывает несколько северных отрогов Кавказского хребта в пограничной зоне Центрального и Западного Кавказа и расположен на высотах от 1200 м и выше. Цель экскурсий заключалась в сборе эмбриологического материала по некоторым видам семейства *Orobanchaceae*.

Нам было известно из устных сообщений И. И. Абрамова и В. И. Ткаченко, что в истоках р. Теберды сложился богатый видовой комплекс заразих.

В связи с тем, что эмбриологические исследования возможны только на базе хорошо систематизированного материала, нам необходимо было четко определить объем исходных для эмбриологической работы видов, что в некоторых случаях оказалось делом очень сложным.

И. В. Новопокровский и Н. Н. Цвелев (1958), авторы обработки заразиховых во «Флоре СССР», указывали, что «определение видов этого очень интересного в биологическом отношении семейства является нелегким». Однако нелегким оказалось определение лишь той части видового состава заразиховых, в частности рода *Orobanche*, для которой существующая система слишком далеко, на наш взгляд, отстоит от естественной филиации. Определение большинства собранных нами растений происходило без особых затруднений.

Естественно, что для заразих особое значение приобретают сведения об их растениях-хозяевах. Во «Флоре СССР» дважды подчеркивается, что при сборе заразиховых важно точно установить питающее растение (хозяина), а также отметить окраску венчика, рыльца, стебля и чешуй в живом состоянии. Следует заметить вместе с тем, что авторы приводят во «Флоре СССР» описания 4 видов заразих, для которых неизвестны ни хозяин, ни окраска растений в живом состоянии. Там же описаны несколько видов, для которых нет сведений о прижизненной окраске растения и более 10 видов описаны без ссылки на их хозяев. В то же время И. Г. Бейлин (1950) отметил, что «до последнего времени остаются платоническими пожелания Талиева о необходимости наблюдений над возможным влиянием „хозяина“ на форму паразита». И далее: «морфологи и систематики, признавая даже роль неорганической природы в изменении формы растения, совершенно не учитывали влияния растения-хозяина на паразита, и отсюда неразбериха в определении родов, видов и разновидностей из сем. *Orobanchaceae*, *Scrophulariaceae*, *Loranthaceae* и др.».

Авторы обработки заразиховых во «Флоре СССР», признавая значение «хозяев» как основной экологической среды для растений-паразитов, все же не учли некоторых специфических сторон биологии этой группы растений, в частности, повышенной лабильности морфологических признаков у определенной части видов рода *Orobanche*. Сейчас трудно сказать, какого рода механизм лежит в основе этого явления. Повышенная лабильность признаков проявляется не у всех видов и, по-видимому, наиболее четко она выражена у самых агрессивных видов-полифагов, являющихся в то же время злостными вредителями культурных растений. Зримое выражение ее можно хорошо видеть в способности растений к освоению все новых, часто систематически весьма различных видов-хозяев. Так, И. Г. Бейлин (1947) и Д. Т. Кабулов (1961) указывают, что из всех видов заразих, распространенных в европейской части СССР, серьезными вредителями культурных растений являются лишь пять: *Orobanche aegyptiaca* Pers., *O. ramosa* L., *O. cumana* Wallr., *O. mutelii* F. Schultz и *O. lutea* Baumg.

Мы не пытаемся умалить значение морфологических признаков для построения системы любой группы, в том числе и системы заразиховых. Однако мы считаем, что отмеченное и самими авторами обработки заразиховых во «Флоре СССР» несовершенство системы этих растений — это не только и не столько результат еще недостаточных сборов или морфологической недоработки группы, но прежде всего результат действительно «слабой изученности» биологии и морфогенеза этих растений.

В настоящей статье мы попытаемся обосновать точку зрения, согласно которой у заразиховых следует, по-видимому, различать 2 типа видов: полиморфные виды-полифаги и мономорфные виды-монофаги. То обстоятельство, что часть видов-монофагов вполне отвечает требованиям концепции морфологического вида (мономорфность и как следствие последней четкие морфологические границы вида), вовсе еще не говорит о том, что и весь род *Orobanche*, например, можно уложить в подобную схему. Обратимся к той же «Флоре СССР». Из 61 вида (всего во «Флоре» описан 81 вид) этого рода, для которых есть ссылки на их хозяев, примерно 30 видов паразитируют на представителях разных родов одного или нескольких семейств (виды-полифаги) и 30 видов паразитируют на одном или разных видах одного рода (виды-монофаги). Из 30 видов-полифагов отмечены как полиморфные 8 видов, а из 30 видов-монофагов — лишь 1 (*O. amoena* C. A. Mey.). И это несмотря на стремление авторов «Флоры» свести все виды к четко очерченным морфологическим расам. Кстати, *O. amoena* отличается от остальных видов-монофагов сравнительно более широким ареалом, в связи с чем ее «монофаговость» можно поставить под некоторое сомнение. Из этих данных видно, что степень полиморфизма того или другого вида, очевидно, повышается с расширением таксономического разнообразия видов-хозяев.

Как указывал Кабулов (1961), у египетской заразихи наблюдается резкое изменение морфологических признаков на различных видах хозяев; так, например, в зависимости от того, паразитирует ли она на табаке или же на томатах, заразиха изменяет некоторые, свойственные ей морфологические признаки: высоту стебля, ветвление, окраску венчика, размеры венчика, опушение и т. д. «Исследователи могут признать здесь несколько разновидностей, — пишет он, — но на самом деле эти изменения не наследственны, а зависят от особенностей питающих растений». То же самое он отмечал и для *O. cumana*. Трудно сказать пока, наследуются эти изменения или нет, но высокая лабильность морфологических признаков в пределах вида-полифага в зависимости от растения-хозяина в данном случае очевидна.

В 1940 г. Бейлин (1950) высадил семена *O. mutelii* F. Schultz в горшки с различными растениями-хозяевами — капустой и помидорами. В результате «развившиеся цветоносы заразихи на помидорах по ряду признаков (ветвистость и угол ветвления, величина и форма коробочек, окраска венчика) отличались от цветоносов той же заразихи на капусте. Получалось определенное впечатление возникновения двух форм в зависимости от того, на каком хозяине они выросли».

Вместе с тем очевидно, что виды *Orobanche*, специализировавшиеся в паразитизме на видах одного рода, морфологически весьма стабильны. Как уже отмечалось, в результате экскурсий по Теберде были собраны и без особых затруднений определены 7 видов — *O. colorata* C. Koch, *O. gamosepala* Reut., *O. vulgaris* Poir., *O. lutea* Baumg., *O. grossheimii* Novopokr., *O. purpurea* Jacq., *Phelypaea coccinea* (M. B.) Poir. Все эти виды — монофаги. Они отличаются высокой морфологической стабильностью и отсутствием каких бы то ни было переходов к близким видам.

Нами, однако, были обнаружены и полиморфные популяции заразих, содержащие экземпляры, сильно отличные друг от друга по своим морфологическим признакам, хотя паразитировали они на растениях одного и того же вида. Наряду с этим в тех же популяциях были обнаружены экземпляры, паразитировавшие на представителях разных родов и даже семейств, но весьма сходные по морфологии с экземплярами 1-й группы заразих. В отличие от растений в популяциях видов-монофагов растения этих популяций имели очень широкий круг хозяев. Так, например, в пределах 3 изученных нами популяций заразих 15 экз. паразитировали на *Vicia* L., 14 — на *Lathyrus* L., остальные — на *Corylus* L., *Heracleum* L., *Lampsana* L. (?), *Psephellus* Cass. и *Fraxinus* L., т. е. на растениях из 5 различных семейств. Результаты определений были совершенно неожиданными. Так, почти любой из экземпляров, паразитировавших на *Vicia* или *Lathyrus*, одинаково хорошо определялся как *O. owerinii* G. Beck и как *O. crenata* Forsk., а если не учитывать хозяина, то и как *O. picridis* F. Schultz.

Чтобы проверить надежность видовых морфологических критериев, принятых во «Флоре СССР» для этих 3 видов, мы провели статистическую обработку собранных из 3 изученных полиморфных популяций растений по признакам, которые могли быть выражены количественно, а также отметили пределы изменчивости качественных признаков. В обработку были взяты все признаки, используемые в систематике рода *Orobanche*. Окраска венчика была зарегистрирована на живых экземплярах; все остальные признаки были определены по сухим растениям.

Сравнивались следующие группы растений: растения из 3 исследованных полиморфных популяций, паразитировавшие на *Vicia* (1-я выборка); все остальные растения этих популяций (2-я); объединенная выборка из 3 видов: *O. owerinii*, *O. crenata* и *O. picridis* (кавказский гербарий БИН АН СССР, выборочно взяты растения, собранные в разных районах Северного Кавказа) (3-я); небольшая группа собранных нами экземпляров *O. grossheimii* (4-я).

Отсутствие достоверных различий по всем показателям между выборками 1-й и 2-й со всей очевидностью свидетельствует об однородности популяций, представленных этими выборками (табл. 1, 2, 3, 4, 5). Таким образом, мы можем рассматривать растения полиморфных популяций как однородную группу, в данном случае как представителей одного вида. Нет достоверных различий также и между выборками 1-й и 3-й. В то же время сравнение выборок 1-й и 4-й отчетливо свидетельствует об их принадлеж-

ТАБЛИЦА 1

Пределы вариации некоторых признаков *Orobanche* (количественные показатели)

Выборки	Высота стебля (в см)	Ширина стебля (в мм)	Длина соцветия (в см)	Длина кроющих чешуй (в мм)	Число цветков в соцветии	Длина чашечки (в мм)	Длина венчика (в мм)	Расстояние места прикрепления тычинок от основания венчика (в мм)
1-я	11—64	2—10	4—23	11—24	4—41	9—16	17—25	2—5
2-я	15—88	3—13	4—29	9—24	7—55	7—16	13—28	1—6
3-я	13—72	—	4—36	9—24	5—80	6—17	14—25	1—6
4-я	31—60	7—20	13—22	21—30	40—100	11—15	20—32	3—10

ТАБЛИЦА 2

Вариации признаков формы и окраски *Orobanche*

Выборки	Цвет стебля	Утолщение стебля у основания	Форма кроющих чешуй	Сростность долей чашечки	Форма долей чашечки	Форма венчика	Форма спинной линии венчика	Цвет венчика	Цвет рыльца
1-я	Бурый, желтый, красный.	Утолщенный—не утолщенный.	Ланцетные—широколанцетные.	Свободные.	Цельные—двураздельные.	Трубчато-колокольчатые.	Прямая -согнутая.	Желтый, красный, малиновый.	Желтый, красный, фиолетовый.
2-я	Бурый, желтый, красный, фиолетовый.	То же.	То же.	»	То же.	То же.	То же.	Желтый, красный, малиновый, фиолетовый.	То же.
3-я	Бурый, желтый, красный.	» »	» »	»	» »	» »	» »	Желтый, красный, фиолетовый.	?
4-я	Белый, желтый, фиолетовый.	» »	» »	»	» »	» »	» »	Белый, фиолетовый.	Желтый.

ТАБЛИЦА 3

Пределы вариации опушения *Orobanche*

Выборки	Характер опушения стебля	Цвет опушения стебля	Характер опушения кроющих чешуй	Характер опушения венчика	Цвет опушения венчика	Характер опушения тычиночных нитей	Степень опушения тычиночных нитей	Опушение столбика	Опушение пыльника
1-я	Железисто-войлочное.	Бурое, желтое, белое (+цветное).	Железисто-войлочное.	Железисто-войлочное.	Бурое, желтое, белое (+цветное).	Железисто-войлочное.	Голые—опушенные.	Опушенный.	Голые—опушенные редко по текам.
2-я	То же.	То же.	То же.	То же.	То же.	То же.	То же.	»	То же.
3-я	» »	» »	» »	» »	» »	» »	Опушенные—опушенные на $^1/_4$.	»	» »
4-я	» »	Белое (+цветное).	Войлочное.	» »	Фиолетовое.	Железистое.	Опушенные—опушенные на $^1/_2$.	»	Голые.

ТАБЛИЦА 4

Статистическая обработка выборок количественных признаков *Orobanche*

Признаки	1-я выборка				2-я выборка				3-я выборка				4-я выборка			
	n	*M*	δ	*m*	*n*	*M*	δ	*m*	*n*	*M*	δ	*m*	*n*	*M*	δ	*m*
Высота стебля (в см)	14	35.0	4.7	1.3	18	41.3	16.7	3.9	44	34.8	15.6	2.4	11	47.0	9.4	2.8
Ширина стебля в средней его части (в мм)	15	6.6	2.4	0.61	19	6.0	2.7	0.64	—	—	—	—	11	11.4	3.5	1.1
Отношение высоты стебля к длине соцветия	14	3.3	1.0	0.29	19	3.2	1.1	0.22	44	3.9	1.8	0.27	11	2.2	0.45	0.11
Число цветков в соцветии	15	20.0	11.1	2.8	23	24.0	12.3	2.5	—	—	—	—	11	68.1	23.6	7.4
Длина кроющих чешуй (в мм)	15	15.9	2.4	0.61	23	16.2	2.6	0.54	45	14.6	3.1	0.46	11	25.0	3.6	1.1
Длина чашечки (в мм)	15	12.2	1.9	0.48	22	13.0	1.5	0.31	45	11.3	5.4	0.80	11	15.0	1.5	0.51
Длина венчика (в мм)	16	21.4	2.1	0.54	23	21.3	2.9	0.60	45	19.0	5.9	0.88	11	25.1	3.3	1.0
Расстояние места прикрепления тычинок от основания венчика (в мм)	15	3.4	0.7	0.17	21	3.8	1.4	0.30	45	2.8	1.0	0.17	11	4.8	2.3	0.72

ности к резко различным группам. Большая трансгрессивность признаков у растений 3 изученных нами полиморфных популяций говорит, несомненно, об интенсивных скрещиваниях между ними. Спрашивается, что естественнее: пытаться искусственно расчленить эти популяции на ряд видов или принять то, что есть на самом деле и признать, что мы имеем дело с полиморфным видом-полифагом? Результаты статистической обработки и данные вариации изменчивости других признаков убедительно свидетельствуют о том, что выделение видов *O. owerinii*, *O. crenata* и *O. picridis* было совершенно искусственным.

ТАБЛИЦА 5

Результаты сравнения выборок из популяций *Orobanche* по количественным показателям

Признаки	Сравнение выборок		
	1—2-я	1—3-я	1—4-я
Высота стебля (в см)	1.5	0.09	4.0
Ширина стебля в средней его части (в мм)	0.6	—	3.6
Отношение высоты стебля к длине соцветия	0.3	1.5	3.6
Число цветков в соцветии	1.0	—	6.0
Длина кроющих чешуй (в мм)	0.4	1.5	7.0
Длина чашечки (в мм)	1.3	1.0	4.0
Длина венчика (в мм)	0.1	1.4	3.3
Расстояние места прикрепления тычинок от основания венчика (в мм)	1.3	2.0	2.0

Для того чтобы эмбриологи могли помочь систематикам в выяснении филиации какого-либо таксона, исходный материал для эмбриологической работы должен быть обработан систематиками возможно более точно и чисто, т. е. должен быть разбит на четкие группы (главным образом в отношении генетической изоляции).

Мы не считаем себя в достаточной мере компетентными, чтобы вполне решать поставленные в настоящей статье вопросы. Главная наша задача — побудить систематиков, работающих с заразиховыми, посмотреть на проблему с другой стороны, чем это было принято до сих пор. Приведенные нами данные позволяют трактовать материал, собранный в полиморфных популяциях, как относящийся к одному виду — *O. crenata* Forsk. (1775 г., по праву приоритета). В дальнейшем мы попытаемся проверить этот вывод на эмбриологическом материале.

В отношении системы рода *Phelypaea* можно сделать следующее замечание. Все обследованные экземпляры по своим морфологическим признакам (в том числе и по хозяину — *Psephellus*) легко были определены как *Ph. coccinea*. Вместе с тем во «Флоре СССР» выделен эндемичный для Крыма вид *Ph. helenae* Popl., резко отличающийся от предыдущего по цвету, но паразитирующий на том же растении-хозяине. Основой для выделения крымской желтой формы в особый вид послужило различие ареалов этих 2 видов. Авторы заразиховых во «Флоре СССР» указывают на физиологическую и экологическую общность растений этих видов, но отмечают различие их ареалов в том смысле, что *Ph. helenae* не была найдена на Кавказе. В одной из наших экскурсий вдоль устья р. Джемагат по степным пастбищным склонам на высотах около 1800 м нами был обнаружен экземпляр *Psephellus*, на разных корнях которого паразитировали 2 фелипеи: одна — ярко-красная, другая — лимонно-желтая (см. рисунок). Таким образом, отпадает последнее основание для выделения желтых экземпляров фелипеи в особый вид.

В заключение мы рассмотрим вопрос о том, каким образом можно было бы представить себе в эволюционном аспекте систему рода *Orobanche*, как состоящую из 2 типов видов. По-видимому, логично считать, что паразиты

эволюционируют главным образом в сторону все более тесного контакта с хозяином, в сторону все большей специализации (хотя есть основание предполагать и наличие деспециализирующих механизмов — освоение новых хозяев). Такой вывод находится в согласии с данными современной паразитологии. Если это так, то виды-полифаги следует считать исходными, первичными для группы видами. Они обладают, по-видимому, наиболее лабильной и потому наиболее агрессивной морфо-физиологической конституцией. Выщепление из полиморфного вида видов-монофагов можно представить себе следующим образом на примере *O. gamosepala*. Происходит захват паразитом (видом-полифагом) новой экологической ниши, т. е. нового хозяина (в нашем случае — *Geranium* L.). Заразихи, привязанные отныне к новому хозяину, уходят вслед за ним настолько далеко от основного ареала, что становится возможной их географическая изоляция, наиболее легко осуществляющаяся в высокогорьях. Изоляция, приводящая к взаимным скрещиваниям, имеет следствием возрастание морфологической и физиологической однородности. Таким образом, возникает генетический и экологический барьер, уже не позволяющий выщепившейся группе слиться с исходным видом в случае повторной встречи. Новый вид постепенно осваивает новых хозяев и сам становится полиморфным. Затем все начинается сначала. Может быть таким именно образом и происходило и происходит становление двойной видовой структуры рода *Orobanche*. Элемент подобной схемы приводит и Бейлин (1950). Он пишет: «. . . невольно напрашивается мысль, что *O. schweinfurtii* G. Beck — производное от *O. ramosa* L., изменившейся под влиянием длительного паразитирования на одном и том же растении-хозяине».

Желтая и красная формы *Phelipaea*, паразитирующие на одном и том же растении-хозяине. Долина р. Джемагат.

Намеченная нами схема специализации и видообразования это, конечно, лишь наиболее вероятный ход событий, хотя в пользу его и можно собрать значительное количество фактов. Нам представляется, однако, что такая интерпретация характера филиации в роде *Orobanche* в основе своей правильно отражает естественный ход событий и могла бы быть в качестве одного из оснований при построении филогении этой группы. Мы считаем также, что переход на культурные растения новых видов паразитов из заразиховых следует ожидать именно из группы полиморфных видов-полифагов.

ЛИТЕРАТУРА

Бейлин И. Г. (1947). Заразихи и борьба с ними. — Бейлин И. Г. (1950). Влияние среды на растительный организм на примере паразитов из высших растений. В сб.: Растение и среда. — Новопокровский И. В. и Н. Н. Цвелев.

(1958). *Orobanchaceae*. Флора СССР, 23. — Кабулов Д. Т. (1961). Материалы к познанию заразих Узбекистана. Тр. Самаркандск. гос. унив., нов. сер., 109, биолог. — Beck von Mannagetta G. (1890). Monographie der Gattung *Orobanche*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

A CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY OF THE CAUCASIAN BROOMRAPES (*OROBANCHE* L. spp.)

By E. S. Teriokhin and G. I. Ivanova

SUMMARY

An attempt was made by the authors to substantiate by the examples afforded by the analysis of some populations of Caucasian broomrapes the following specific structure of the genus *Orobanche* L.: monomorphic monophagous species, derived from polymorphic polyphagous species, gradually become adapted to new hostplants and thus become polymorphic and polyphagous. In their turn they produce new monomorphic monophagous species and the cycle is repeated all over again. The authors oppose the tendency to split the species of the family *Orobanchaceae* into excessively small species. They propose to fuse some the species and to revise the span and the limits of some other species.

The article comprises some evidence about the influence of hostplants on the morphological variation of parasitic plants.

The authors consider the investigation of this problem to be one of the most important points in the improvement of the system of *Orobanchaceae*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561.6/.9 : 56 (118) : 582.675.3 (471.6)

Е. Ф. Кутузкина

НАХОДКА *EPIMEDIUM* (*BERBERIDACEAE*) В САРМАТСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

С 1 таблицей рисунков

При изучении ископаемого материала из среднесарматских отложений р. Пшехи, возраст которых установлен по фауне моллюсков А. К. Богдановичем, был обнаружен отпечаток листочка, отнесенный мною к новому виду *Epimedium takhtajanii* Kutuzk. Выходы светлосерых песчанистых глин, в которых был найден отпечаток листочка, находятся на правом берегу р. Пшехи, в окрестностях г. Апшеронска (Краснодарский край).

Представители сем. *Berberidaceae*, к которому относится род *Epimedium*, в ископаемом состоянии встречаются довольно редко. Среди отпечатков листьев известны представители рода *Berberis*, значительно реже представлен род *Mahonia*. Оба рода встречаются в олигоценовых, миоценовых и плиоценовых отложениях Европы и Сев. Америки.[1]

Как *Berberis*, так и *Mahonia* — кустарники или небольшие деревца. Тем больший интерес представляет собой находка отпечатков многолетнего травянистого рода сем. *Berberidaceae*. Эта находка листочка, относящегося к роду *Epimedium*, в среднесарматских отложениях р. Пшехи является первой как на территории Советского Союза, так и за пределами его.

В настоящее время род *Epimedium* включает около 23 видов, распространенных в странах северной Африки, Европы и Азии. В штатах тихоокеанского побережья Сев. Америки произрастает замещающий род *Vancouveria*.

Все представители рода *Epimedium* — лесные многолетние травы, с горизонтально простирающимся корневищем, растущие под пологом широколиственных и хвойных лесов и среди зарослей кустарников.

Как справедливо указывает Стерн, листья *Epimedium* настолько своеобразны, что по ним вполне достоверно распознается род. Сложные листья *Epimedium* очень различны по степени разделения, наиболее обычен дважды тройчато-сложный тип листа. Крайняя форма сложности листа (и, как предполагает Стерн, наиболее примитивная) наблюдается у *E. elatum* Morr. et Dcne., у которого лист состоит из более чем 40 листочков. Важным диагностическим признаком *Epimedium* считается наличие прикорневых листьев и листьев, находящихся на стебле. Однако они морфологически мало отличаются друг от друга — черешок прикорневых листьев у основания расширяется в тонкий язычковый футляр, чего нет у листьев на стеблях.

Современный ареал рода *Epimedium* разорванный, в основном это две области распространения — восточная или Восточно-Азиатская, включающая виды, произрастающие в Китае, Индии, Японии, Корее, на Дальнем Востоке Советского Союза и западная или Средиземноморская область, включающая виды, распространенные в Европе, Малой Азии, Северной Африке и на Кавказе.

По мнению многих авторов, *Epimedium* в прошлом имел значительно более широкое распространение. Так, основываясь на более или менее одинаковых экологических условиях, в которых встречаются представители рода *Epimedium*, произрастающие в настоящее время главным образом в теплоумеренных[2] смешанных лесах из *Cedrus*, *Abies*, *Quercus*, *Fagus* и др., широко распространенных в третичное время, Стерн делает вывод, что *Epimedium* является древней группой, которая, вероятно, возникла в поясе теплоумеренных смешанных лесов северной Азии в раннетретичное время.

---

[1] В пределах Советского Союза наиболее заслуживают внимания находки отпечатков листьев *Berberis*, *Mahonia* в сармате Амвросиевки и Крынки (Украинская ССР), Армавира (Краснодарский край), Мангюса (Армянская ССР) и Зап. Грузии и в плиоцене р. Кодора (Абхазская АССР).

[2] Стерн называет эти леса умеренными, но, судя по их составу, правильнее считать их теплоумеренными.

К концу третичного периода она достигла широкого распространения в северном полушарии, оставаясь приуроченной к условиям теплоумеренных лесов. В четвертичном периоде, под влиянием оледенения и аридизации Центральной Азии и Средиземноморья, ареал распространения *Epimedium* сокращается, становится разорванным.

Следует подчеркнуть, что ископаемый *Epimedium* наиболее близок к группе китайских видов.

Вместе с листочком *Epimedium* в среднесарматских отложениях р. Пшехи обнаружены в значительном количестве отпечатки листьев *Fagus*, а также семенная чешуя и хвоя *Abies*. Это указывает, что в среднем сармате *Epimedium*, по-видимому, произрастал в лесных группировках, близких к современным.

Epimedium takhtajanii Kutuzk. sp. n.

Голотип. Ботанический институт АН СССР имени В. Л. Комарова; коллекция № 972, образец № 1; Краснодарский край, правый берег р. Пшехи, окрестности г. Апшеронска.

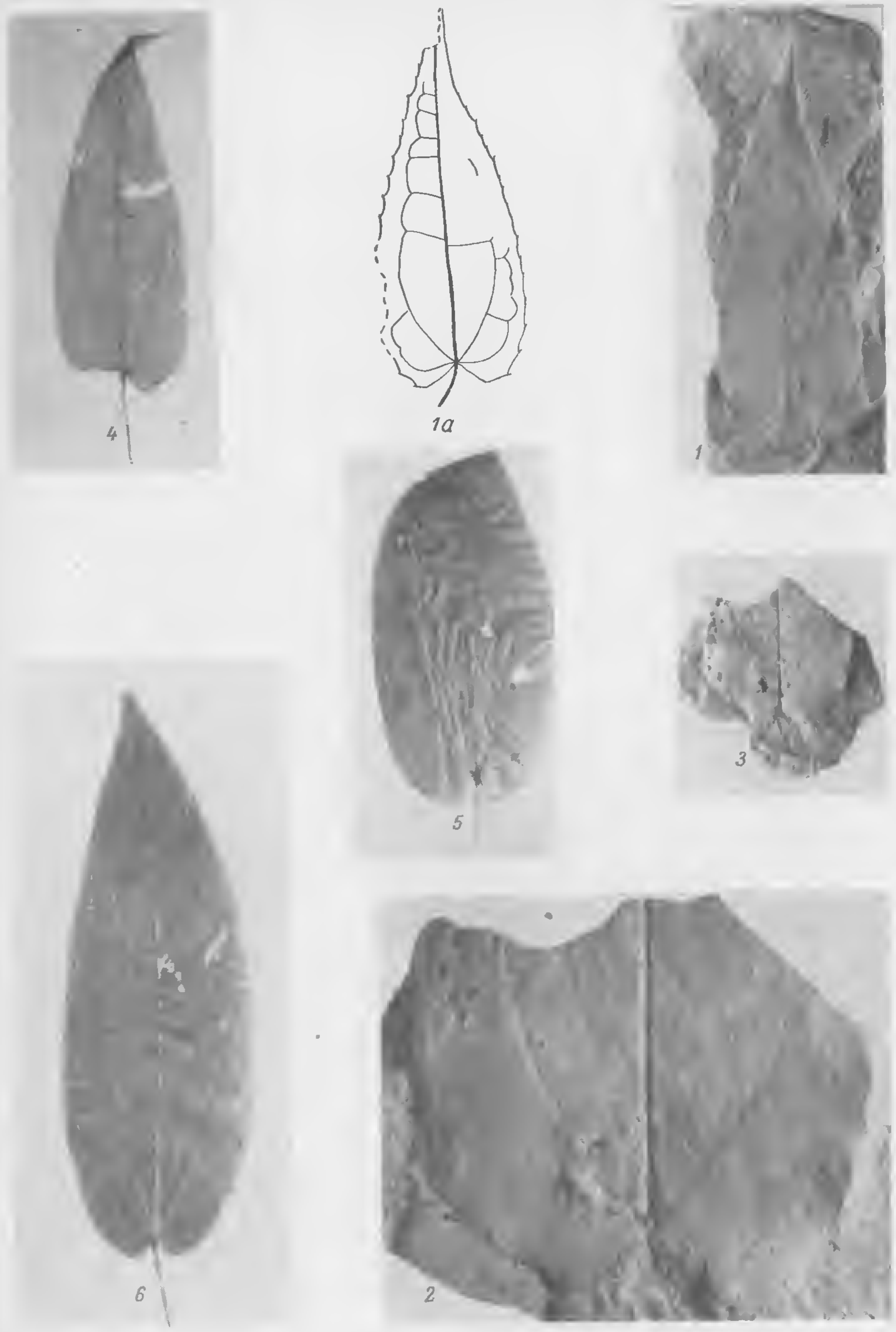
Диагноз. Листочек продолговатояйцевидный, с пластинкой, постепенно переходящей в вытянутую заостренную верхушку. Основание сердцевидное. Край выемчатозубчатый, хрящеватый. Зубцы небольшие, оканчивающиеся длинными щетиновидными остриями. Средняя жилка прямая. Две тонкие базальные жилки направлены вверх, где соединяются в нижней трети листочка крупными петлями со вторичными жилками, также соединяющимися друг с другом петлями. К внешней стороне как базальных, так и вторичных жилок примыкают один или два ряда уменьшающихся в размерах петель, от которых идут анастомозы в край и в зубцы.

Описание. Сохранился всего лишь один почти полный отпечаток листочка продолговатояйцевидной формы с противоотпечатком его нижней части. Верхушка листочка постепенно и тонко заостренная, основание сердцевидное, симметричное (судя по последнему признаку — это листочек средний) с прямыми, ближе к черешку, сторонами. Край листочка хрящеватый, выемчатозубчатый. Зубцы небольшие, заканчиваются длинными щетиновидными остриями. Черешок листочка тонкий, длиной около 1 см. Средняя жилка прямая, толще остальных (особенно у основания), к верхушке утоньшается. От основания отходят две тонкие базальные жилки, образующие со средней жилкой углы по 40°. На середине своей длины они слегка коленчато изогнуты и направлены вверх, где соединяются в нижней трети листка широкими петлями с вторичными жилками, отходящими от средней под углом 75°. С внешней стороны базальных жилок по всей их длине отходят ответвления, образующие ряд широких петель, кверху уменьшающихся в размерах. От средней жилки выше базальных отходят мало заметные вторичные жилки, соединяющиеся с выше расположенными жилками также широкими петлями, уменьшающимися к верхушке листочка. С наружной стороны этих петель примыкают более мелкие петли, за которыми ближе к краю идут анастомозы, идущие в край и частично в зубцы, или анастомозам предшествует еще ряд более мелких петелек, почти не выделяющихся среди третичной сети. При большом увеличении видна довольно четкая сеть жилок, образующих неправильной формы многоугольники, внутри которых заметны очень тонкие извилистые жилки следующего порядка. На противоотпечатке нижней части листочка особенно хорошо видны по краю тонкие щетиновидные острия.

Виды *Epimedium*, распространенные на Кавказе, в Европе и в северной Африке, имеют листочки чаще всего яйцевидной формы. Если же среди них и встречаются листочки с длинной пластинкой, то верхушка у них всегда внезапно оттянутая. Во всяком случае при просмотре имевшегося в распоряжении автора статьи гербарного материала по этим видам ни в одном случае не наблюдался такой постепенный переход пластинки листочка в вытянутую острую верхушку, как это имеет место у китайских видов *E. pubescens* Maxim. и *E. acuminatum* Franch. Особенно большое сходство наблюдается с последним видом. Однако следует отметить, что описываемый нами вид отличается от *E. acuminatum* более короткими базальными жилками и меньшими размерами листочка.

Литература

Комаров В. Л. (1908). Критический обзор видов рода *Epimedium*. Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. С.-Петербургского ботанического сада, 29. — Baker J. G. (1880). A synopsis of the species and forms of *Epimedium*. Gardiner's Chronicle, New series, XII. — Franchet A. (1886). Sur les espèces du genre *Epimedium*. Bull. Soc. Bot. France, XXXIII. — Morren Ch. et J. Decaisn. (1834). Observations sur la flore du Japan, suivies de la monographie du genre *Epimedium*. Annales des scien-



1, 1a — *Epimedium takhtadjanii* Kutuzk., отпечаток листочка (колл. 972, обр. № 1); *2* — *E. takhtadjanii* Kutuzk., противоотпечаток основания листочка (увел. 3); *3* — то же (натур. вел.); *4—6* — *E. acuminatum* Franch., листочки из гербария.

ces naturells, seconde serie, II. — Stearn W. T. (1938). *Epimedium* and *Vancouveria* (*Berberidaceae*). Journ. Linnean Soc. Bot., 51. — Szafer W. (1954). Flora pliocenska okolic Crorsztyna i ej stosunek do Pleistocenu. Prace Inst. Geol., XI.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 X 1964).

УДК 535.312 : 58+581.55

Н. Г. Харин

ОТРАЖАТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

С 8 рисунками

К настоящему времени накоплен уже значительный материал по отражательной способности растений различных экологических групп. Большинство исследований в этой области посвящено изучению закономерностей в отражении света листьями растений, особенности отражения света растениями рассматриваются в связи с деятельностью фотосинтетического аппарата. С другой стороны, отражательная способность растительности и других природных объектов привлекает внимание специалистов технического профиля, работающих в области фотографии, оптики, аэрофотосъемки. В этом случае данные о спектральной яркости растений служат исходным материалом для различных технических расчетов, например для создания новых типов пленок, для установления оптимальных условий аэрофотографирования, для расчета актиничности объектов аэрофотосъемки и установления режима лабораторной обработки фотопленок (Смирнов, 1960) и т. д. При этом требуется установить, в какой степени имеющиеся материалы по отражательной способности растений пригодны для расчетов.

В связи с различным целевым назначением методика измерения спектральной яркости растений должна быть различной. Для решения биологических вопросов необходимо изучать характер поглощения, пропускания и отражения света листьями растений.

В том же случае, если объектом изучения являются не части растения, а целые растения или растительные сообщества (например, при дешифрировании аэроснимков), требуются сведения об отражении света именно этими объектами. Методически первая задача решается гораздо проще. При решении второй задачи можно идти следующими путями: 1) изучать листья вместе с ветвями и другими частями растений после отделения их от растений; 2) изучать растения без нарушения их естественной структуры; 3) изучать растительные сообщества. Второй и третий способы методически более совершенны, так как отдельные растения или группы растений изучаются в естественной обстановке. Для изучения отражательной способности этими способами применяются летательные аппараты (самолет или вертолет) или же измерения производятся с вышки (Белов, 1959).

При изучении отражательной способности с летательных аппаратов возникает ряд технических трудностей, требуются также большие затраты денежных средств. Недостатком методики работы с вышки является ее неподвижность, и, например, для измерения спектральной яркости кроны дерева необходимо срубить дерево и поднести его к вышке, но крона дерева в этом случае повреждается.

В наших исследованиях при изучении отражательной способности ставились следующие задачи: 1) получить спектрофотометрические характеристики некоторых растений и растительных сообществ как объектов дешифрирования на аэроснимках; 2) установить связь между спектральной яркостью листьев растений и целых растений или растительных группировок. Работа выполнялась в 1961—1962 гг. в Тувинской АССР и в южных районах Красноярского края. Охарактеризуем методику работ.

В настоящее время для спектрофотометрических исследований создан ряд новых приборов, основывающихся на использовании электроники (Кольцов, 1960). Один из таких приборов — электронный быстродействующий спектрометр построен Институтом леса и древесины СО АН СССР. Диспергирующим элементом в приборе служит реплика дифракционной решетки. Интенсивность отраженного света фиксируется на киноленте в виде непрерывной кривой — осциллограммы. Спектрометр позволяет измерять спектральные коэффициенты яркости в пределах 400—900 mμ с точностью около 3%.

В наших исследованиях в качестве эталона применялась баритованная бумага. Измерения выполнялись при ясной погоде и высоте солнца 40—45°. Во время измерений оптическая ось прибора всегда была направлена вертикально вниз.

Обработка осциллограмм заключается в сопоставлении ординат эталона и изучаемого объекта и вычислении спектральных коэффициентов яркости (r_λ). Для ускорения этой работы мы предлагаем использовать специальную палетку (рис. 1). Палетка представляет собой пучок линий, расходящихся из одной точки и нанесенных на миллиметровую бумагу. Увеличенное изображение осциллограммы, нанесенное на кальку, накладывается на палетку и графически определяются коэффициенты яркости. Для случая, представленного на рис. 1, в точке *B* коэффициент яркости $r_\lambda = 0.1$. Применение этой простой палетки позволяет ускорить обработку осциллограмм в 4—5 раз.

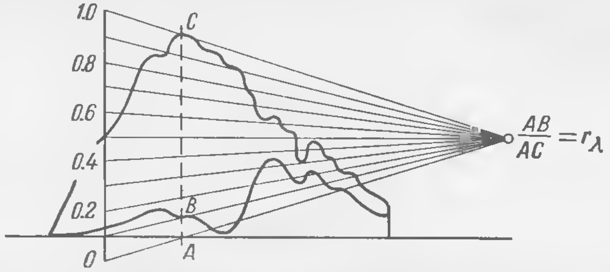


Рис. 1. Схема определения коэффициентов яркости графическим способом с помощью палетки.

Осциллограммы эталона и листьев изображаются *толстой линией*.

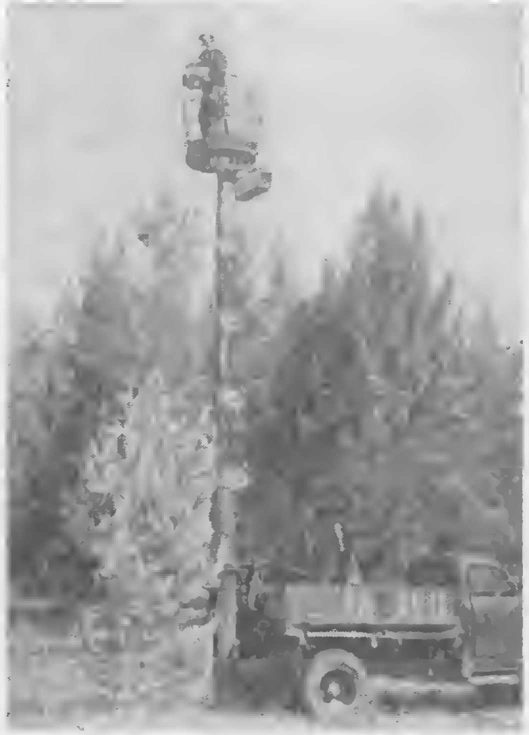


Рис. 2. Изучение отражательной способности кроны дерева с вышки.

Для изучения отражательной способности отдельных растений или растительных группировок мы применили новый методический прием — измерение с подвижной вышки, смонтированной на автомашине ГАЗ-51 (рис. 2).

Объектами изучения в нашем опыте служили листья растений, растения целиком (древесные, кустарниковые, травянистые), а также растительные группировки. Наблюдатель, работающий со спектрометром на вышке, может подниматься на высоту до 15 м над землей. Это позволяет фотометрировать группы травянистых и кустарниковых растений, а также кроны деревьев, имеющих высоту не более 12—13 м. Величина изучаемой площадки при различной высоте подъема вышки изменяется от 2×2 до 5×5 м.

Указанными выше способами изучена отражательная способность более 80 видов растений. Нас интересовали прежде всего растения-эдификаторы, создающие наиболее значительное проективное покрытие почвы в ассоциациях сухих и опустыненных степей Тувы, а также древесные породы. Объем настоящей работы не позволяет привести кривые спектральной яркости всех изученных растений, поэтому дадим только несколько примеров.

В Туве К. А. Соболевская (1950) выделяет несколько типов степей, из которых наибольшее распространение имеют злаково-полынная, злаково-полынно-карагановая и чиевая, а из опустыненных степей — нанофитовая.

Для спектрофотометрирования растительности злаково-полынной степи нами выбирались чистые заросли таких видов, как полынь холодная *Artemisia frigida* Willd., лапчатка *Potentilla acaulis* L. и др. Примеры кривых спектральной яркости этих растений даются на рис. 3. На фотометрируемых площадках названные виды создавали основной фон со степенью проективного покрытия почвы 60—70%. Из других видов на изучаемых площадках встречались единично пырей гребенчатый *Agropyrum cristatum* v. *imbricatum* (L.) Gaertn. и некоторые другие растения, доля участия кото-

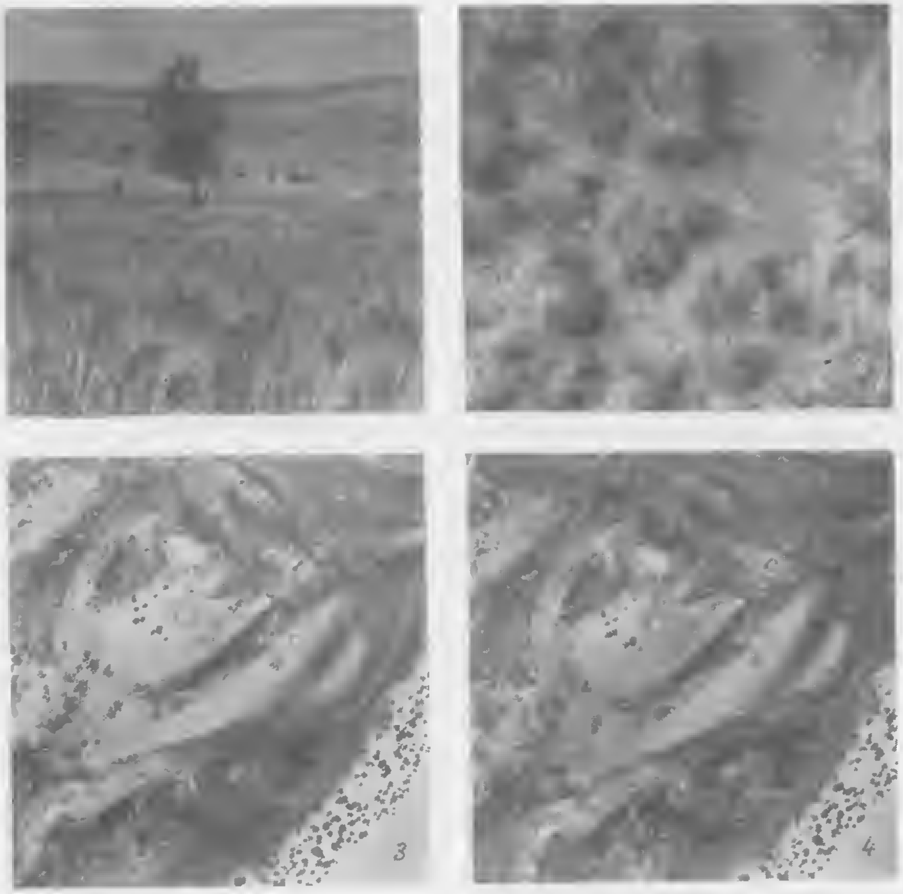


Рис. 6. Чиевая степь.

1 — общий вид; *2* — фотография с вышки; *3—4* — стереопара аэроснимков.

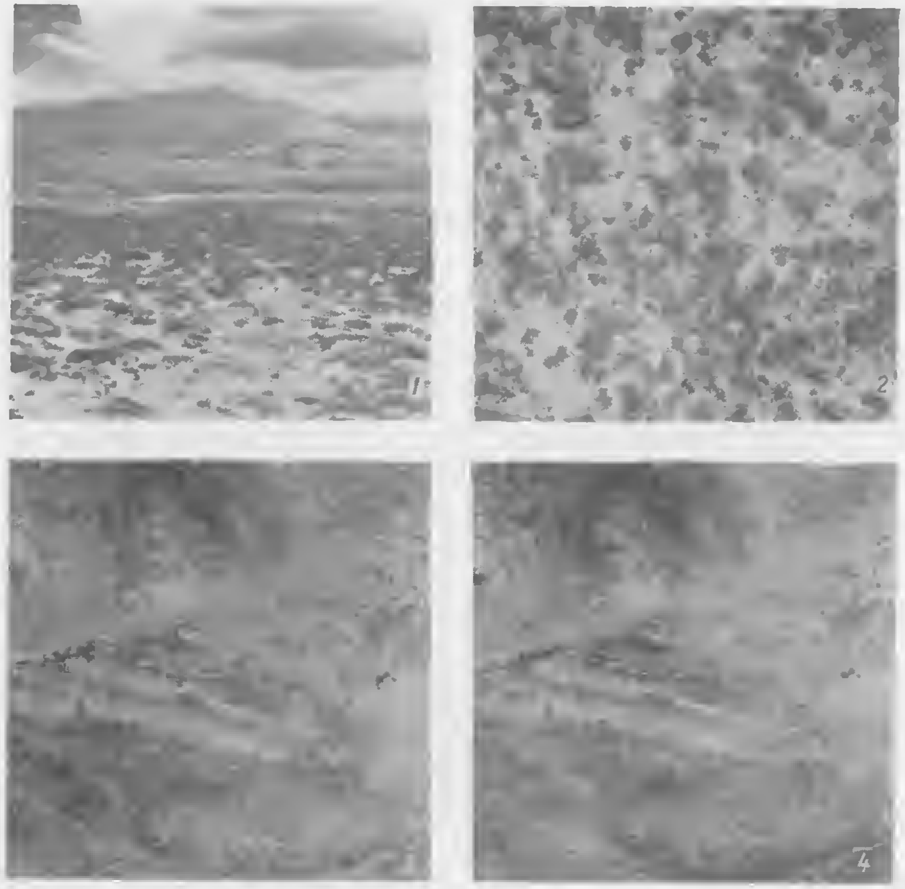


Рис. 7. Нанофитовая степь.

1 — общий вид; *2* — фотография с вышки; *3*–*4* — стереопара аэроснимков.

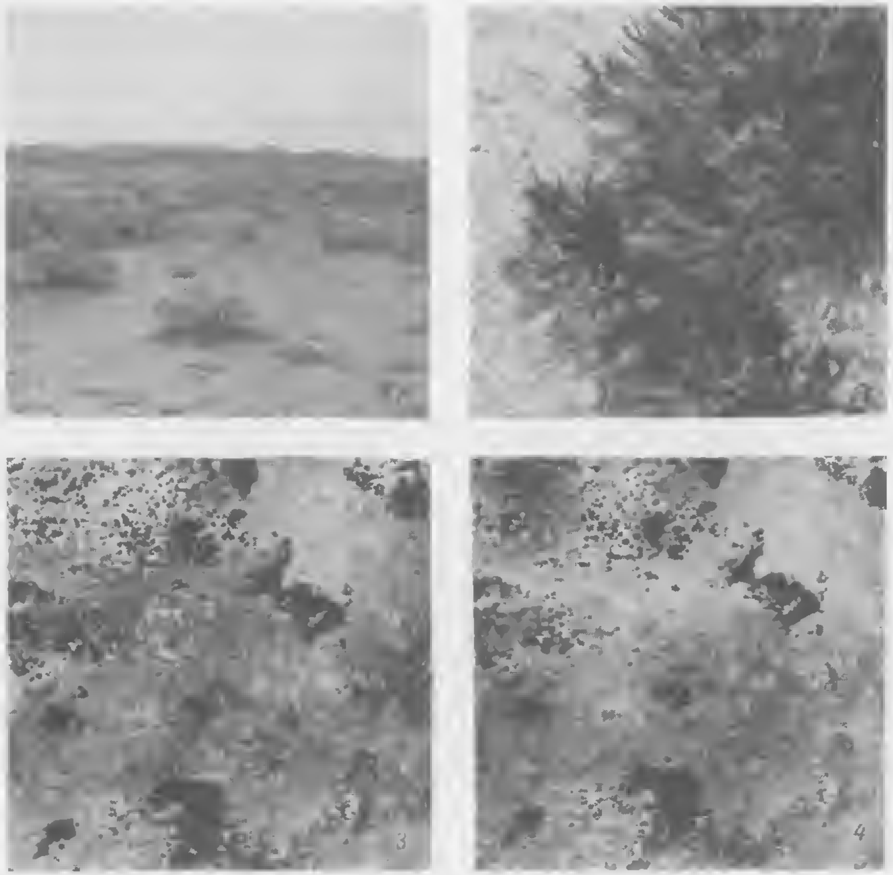


Рис. 8. Злаково-полынно-караганниковая степь.

1 — общий вид; *2* — кусты караганы (фотография с вышки); *3*—*4* — стереопара аэроснимков.

рых в проективном покрытии почвы ничтожна, поэтому в расчет они не принимались. В нанофитовой степи фотометрировались площадки с чистыми зарослями *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge. с проективным покрытием 50—60%. Из растительности солончаков изучалось несколько видов, в том числе гониолимон красивый ***Goniolimon speciosum*** (L.) Boiss. Кривые спектральной яркости листьев этого растения и растительной группировки в целом также приводятся на рис. 3. Для чия блестящего

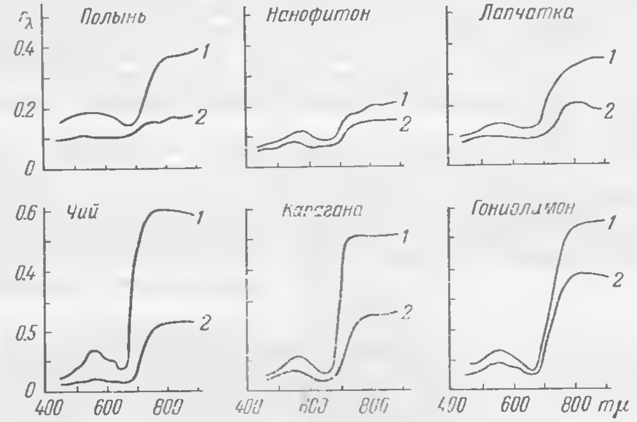


Рис. 3. Спектральная яркость растений и растительных группировок.

1 — кривые спектральной яркости листьев растений; *2* — кривые спектральной яркости кустов (чий и карагана) и чистых зарослей (остальные растения).

Lasiagrostis splendens (Trin.) Kunth и караганы *Caragana bungei* Ledeb. были получены спектральные характеристики отдельных кустов этих растений. На рис. 4 даются кривые спектральной яркости следующих древесных пород: березы бородавчатой *Betula verrucosa* Ehrh., тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. (рис. 5), сосны обыкновенной *Pinus silvestris* L. и лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. Кроны березы, сосны и лиственницы изучались в Балгазинском бору Тувинской АССР, кроны тополя лавролистного изучались в пойменных топольниках по р. Енисею. Для спектрофотометрирования выбирались здоровые деревья I яруса. Все измерения были выполнены в течение июля, поэтому приводимые данные характеризуют только летний аспект. Сезонная изменчивость отражательной способности растительных группировок здесь не рассматривается.

При фотометрировании растительного сообщества кривая спектральной яркости характеризует интегральное отражение света от листьев растений, теней и поверхности почвы. Кроны древесных пород также состоят из нескольких элементов, различных по своим спектральным характеристикам: хвои или листьев, затененных промежутков между ветвями, просветов в кроне и пр. Некоторое представление о характере фотометрируемой поверхности дают фотографии. выполненные фотоаппаратом «Киев» с вышки (рис. 6 — 8).

. Анализируя кривые на рис. 3 и 4, можно отметить следующие интересные особенности. Такие типичные растения тувинских степей, как полынь холодная, нанофитон и лапчатка пепельносерая имеют сравнительно низкие коэффициенты яркости по всему спектру; для полыни характерно почти полное отсутствие выраженного максимума в зеленых лучах. Все изученные растительные группировки резко снижают спектральную яркость, особенно в инфракрасной области спектра. Это объясняется наличием теней и просветов между группами растений. Фотографии кустов чия и караганы с вышки показывают, что эти растения в целом имеют рыхлую структуру с большой площадью затенения, поэтому спектральная яркость кустов по сравнению с листьями резко падает. Кроны древесных пород также отличаются друг от друга по характеру

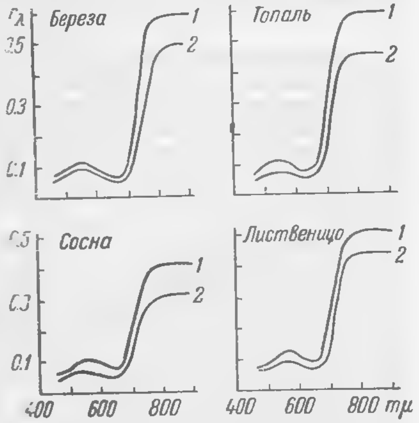


Рис. 4. Кривые спектральной яркости хвои или листьев древесных пород (*1*) и крон деревьев (*2*). Возраст лиственных деревьев 30—40 лет, хвойных — 60 лет. Кроны деревьев имеют среднюю густоту и характерны для древостоев с сомкнутостью полога 0.5—0.6.

отражения света, неодинаковому от листьев и от хвои. Изученные лиственные породы и лиственница образуют группу пород с наиболее высокими коэффициентами яркости в инфракрасных лучах, другие хвойные породы, наоборот, имеют более низкую спектральную яркость.

Для решения вопроса, как влияет наличие затененных промежутков в кроне дерева или в растительной группировке на отражательную способность, был поставлен следующий опыт. Листья тополя, уложенные на землю, покрывались кусочками черной бумаги, которые имитировали затененные промежутки кроны (рис. 5). Несмотря на некоторую условность этого опыта, совершенно ясно выявились следующие закономерности: с увеличением степени затенения падает спектральная яркость всей фотометрируемой площадки; зависимость между спектральной яркостью и степенью затенения листьев для отдельных участков спектра выражается математически уравнением прямой линии.

Наибольшее влияние на спектральную яркость растительной группировки оказывает степень проективного покрытия и структура тех растений, которые имеют высокие коэффициенты яркости в инфракрасной области спектра (например, чий). Отмечено также, что спектральные характеристики кустов одного и того же растения могут изменяться в зависимости от условий местообитания. Например, кусты караганы в разных условиях могут иметь или рыхлую, или плотную структуру, это вызывает различия спектральных коэффициентов яркости до 20—30%.

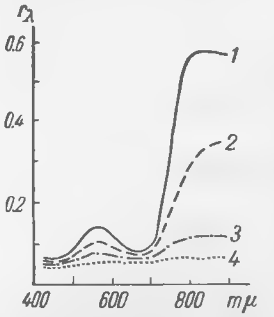


Рис. 5. Кривые спектральной яркости листьев тополя при различной степени покрытия черной бумагой.

1 — открытые полностью листья; *2* — закрыто 40%, *3* — закрыто 70%; *4* — черная бумага.

Проведенные спектрофотометрические исследования растительности дали возможность решить ряд вопросов теории и методики дешифрирования аэроснимков. Установлено, что исходным материалом для расчета актиничностей и решения других вопросов при аэрофотосъемке должны служить кривые спектральной яркости не отдельных частей растения, а целых растений или сообществ, которые изображаются на аэроснимках и являются объектами дешифрирования. Приведем примеры. Ассоциации нанофитона имеют на аэроснимках (рис. 7) своеобразную структуру фотоизображения, позволяющую надежно их дешифрировать. На спектрозональных аэроснимках сообщества нанофитона изображаются равномерным серо-зеленым цветом с различными оттенками. Кусты караганы в разных условиях произрастания в зависимости от их плотности изображаются красным, коричневым или коричнево-зеленым цветами, что находится в полном соответствии с их спектральными свойствами. Чиевая степь (рис. 6) на спектрозональных аэроснимках изображается темно-зеленым цветом. На крупномасштабных аэроснимках в виде мелких темных точек заметны кусты чия, которые по размерам превышают величину разрешающей способности аэроснимка.

Закономерности изображения чия служат хорошим примером, подтверждающим высказанные выше соображения о необходимости изучения отражательной способности цельных природных объектов дешифрирования, а не только листьев растений. Листья чия имеют высокую спектральную яркость в инфракрасных лучах. Изучая только листья, мы вправе ожидать, что чий должен изображаться на спектрозональных аэроснимках красным цветом, как лиственные породы деревьев, однако в действительности кусты и сообщества этого растения изображаются зеленым цветом, что соответствует их спектральной яркости.

Тот факт, что одно и то же растительное сообщество или растение в зависимости от степени проективного покрытия почвы или структуры самого растения может изменять свои дешифровочные признаки, заслуживает особого внимания с точки зрения комплексной оценки (интерпретации) фотоизображения ландшафта. Действительно, в большинстве случаев эти изменения вполне закономерны, они вызываются изменением условий местообитания, воздействием человека или другими факторами. Поэтому при картировании растительного покрова по аэроснимкам и при использовании растительности в качестве индикатора в различных отраслях дешифрирования необходимо изучать дешифровочные признаки на ландшафтной основе.

Выполненные спектрофотометрические исследования дают возможность наметить направление дальнейших работ в этой области. Отражательная способность растений и растительных сообществ как объектов дешифрирования должна изучаться с подвижных вышек и летательных аппаратов в естественных условиях. Необходимо получать также спектральные характеристики листьев растений, чтобы иметь возможность определить коэффициенты для перехода к спектральным характеристикам целых растений и растительных группировок. Это даст возможность использовать накопленный многими исследователями материал по отражательной способности листьев растений.

Подвижную вышку целесообразно использовать для изучения отражательной способности степной и пустынной растительности, а также небольших по размерам деревьев.

Литература

Белов С. В. (1959). Аэрофотосъемка лесов. — Кольцов В. В. (1960). Измерения коэффициентов яркости во внелабораторных условиях. Светотехника, 12. — Смирнов А. Я. (1960). К вопросу о применении спектрозональной пленки СН-2 для аэрофотосъемки лесов. Тр. лабор. аэрометодов АН СССР, IX. — Соболевская К. А. (1950). Растительность Тувы.

Институт леса и древесины
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Красноярск.

(Получено 27 III 1964).

УДК 581.132 : 582.47

И. В. Катрушенко

О ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ МНОГОЛЕТНЕЙ ХВОИ ПОДРОСТА ЕЛИ *PICEA ABIES* (L.) KARST. К СВЕТУ

С 1 рисунком

В предыдущей работе нами была рассмотрена связь между освещенностью местообитания и интенсивностью фотосинтеза хвои подроста ели, подвергшегося внезапному освещению в результате удаления яруса лиственных пород (Катрушенко, 1965). Оказалось, что теневая хвоя подроста ели отчетливо реагирует на увеличение освещенности. Интенсивность фотосинтеза у нее повышается по сравнению с контролем в 4—5 раз. Эти данные характеризуют фотосинтетическую активность хвои в возрасте от 1 до 3 лет.

Одновременно с этим выяснилась необходимость более углубленного изучения фотосинтетической реакции теневой хвои старого возраста на резкое усиление освещенности. Дело в том, что хвоя у ели живет около 6—7 лет; в первые же 2—3 года после удаления верхнего полога образование новой хвои существенно не увеличивается. Возникает вопрос — в какой степени подрост ели в условиях открытого места может использовать многолетнюю хвою, сформировавшуюся еще под пологом леса, и в какой мере последняя приспосабливается к новым условиям ассимиляционной деятельности. Значительный теоретический интерес и практический смысл решения указанных вопросов вполне очевиден. До сих пор, например, при восстановлении еловых лесов лесоводы в основном ориентируются на подрост предварительной генерации, появившийся еще под пологом леса до вырубки древостоя. При этом в имеющихся работах по рубкам ухода и реконструкции лиственных насаждений вопрос об изменении фотосинтетической деятельности хвои подроста ели или не рассматривается вовсе (Казимиров, 1964), или анализируется в самых общих чертах (Ушатин, 1964).

Мало данных по этому вопросу имеется и в специальной физиологической литературе (Иванов и Коссович, 1932; Коссович, 1940; Freeland, 1952). Вообще наиболее часто изменение интенсивности фотосинтеза растений изучается применительно лишь к тем условиям освещенности, в которых сформировался ассимиляционный аппарат (Некрасова, 1954; Wassink, Richardson a. Pieters, 1956). Из числа этих исследований особый интерес представляет работа Иванова и Коссович (1932). Ими установлено, что теневая хвоя ели в условиях полной освещенности имеет более низкую интенсивность фотосинтеза по сравнению со световой хвоей.

В настоящей работе нами предпринята попытка проследить, как изменяется фотосинтетическая активность многолетней хвои подроста ели, сформировавшейся под пологом леса и подвергшейся в течение 2 лет воздействию совершенно иных условий среды. Работа выполнена в июле 1964 г. на южнотаежном стационаре (Рыбинский район Ярославской области) Лаборатории лесоведения АН СССР.

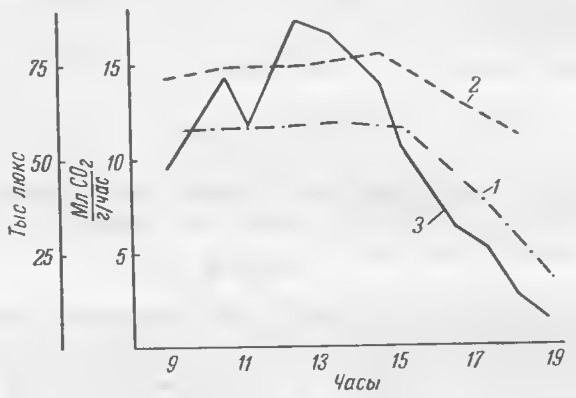
Интенсивность фотосинтеза определялась у хвои подроста ели, выросшего в 2-ярусном насаждении, в котором березовый древостой был вырублен осенью 1962 г. (открытая секция) и одновременно на контрольной секции, где рубка не производилась. В работе использована хвоя 1960, 1961, 1962 гг., которая сформировалась под пологом березового древостоя до вырубки последнего. Молодая хвоя (1963, 1964 гг.) в пробы не включалась. Потенциальная интенсивность фотосинтеза определена радиометрическим методом (Заленский с сотр., 1955). Экспозиция побегов с хвоей как с открытой, так и с контрольной секции производилась на открытой секции в солнечную погоду с незначительной облачностью. Освещенность измерялась люксметром ОЛ-3. Активность образцов определена[1] на радиометре Б-2. Объект и методика работы подробно описаны нами ранее (Катрушенко, 1965).

Результаты определений интенсивности фотосинтеза показаны на рисунке. Каждая точка кривой представляет среднее из шести измерений. Полученные данные показывают, что более высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза наблюдается у 3—5-летней хвои подроста в условиях открытой секции, где в среднем она оказалась равной 13.9±0.43 мг/г сухого веса в час. Значительно меньшая величина интенсивности фотосинтеза хвои того же возраста наблюдалась у подроста контрольной секции, где она составляла в среднем 9.7±0.61 мг/г сухого веса в час. Различия в потенциальной интенсивности фотосинтеза хвои двух этих секций сохранялись в течение всего периода наблюдений, причем полученные величины вполне достоверны.

---

[1] Автор благодарит младшего научного сотрудника Ботанического института АН СССР А. В. Косицына за предоставленную возможность использовать в работе радиометр.

До вырубки древостоя, т. е. до создания открытой секции, условия формирования хвои в обеих секциях были одинаковыми. Поскольку в работе соблюдены идентичные условия экспозиции образцов, то полученные различия следует признать следствием фотосинтетической адаптации многолетней хвои к свету на открытой секции.[1] Среди лесоводов до сих пор распространено представление о чрезвычайно низкой устойчивости подроста ели после его освобождения от верхнего полога. Причиной этого считается главным образом неприспособленность ассимиляционного аппарата к новым условиям среды.



Дневной ход интенсивности фотосинтеза хвои ели.

1 — интенсивность фотосинтеза хвои контроля; *2* — интенсивность фотосинтеза хвои с опытной секции; *3* — освещенность. *По оси абсцисс* — часы; *по оси ординат* — освещенность и интенсивность фотосинтеза.

Изложенное выше позволяет заключить, что причиной иногда наблюдающегося неудовлетворительного состояния подроста ели в условиях открытых вырубок не следует считать несоответствие фотосинтетических свойств хвои окружающим условиям среды. Для решения этого вопроса необходимо изучение других важнейших сторон жизнедеятельности подроста, проведение специальных экологических и физиологических исследований.

Работа выполнена под руководством старшего научного сотрудника В. Г. Карпова, которого автор искренне благодарит.

Литература

Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Иванов Л. А., Н. Л. Коссович. (1932). О работе ассимиляционного аппарата древесных пород. Журн. Русск. бот. общ., 17, 1. — Казимиров Н. И. (1964). Изменение микроклиматических условий в лиственно-еловых молодняках под воздействием рубок ухода. В сб.: Рубки ухода в лиственно-еловых молодняках Карельской АССР. — Катрушенко И. В. (1965). О потенциальной интенсивности фотосинтеза подроста ели в различных условиях освещенности. Бот. журн., 1. — Коссович Н. Л. (1940). Влияние рубок ухода за лесом на ассимиляцию, освещение и прирост ели в елово-лиственном древостое. Сб. тр. Центр. н.-и. инст. лесн. хоз. — Некрасова Т. В. (1954). О световой адаптации цитрусовых растений. ДАН СССР, 48, 2. — Ушатин И. П. (1964). Строение смешанных молодняков подзоны южной тайги и рубки ухода в них. Лесное хозяйство, 11. — Freeland R. O. (1952). Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. Plant Physiology, 27, 4. — Wassink E. C., S. D. Richardson a. G. A. Pieters (1956). Photosynthetic adaptation to light intensity in leaves of *Acer pseudoplatanus*. Acta bot. Neerl., 5, 3.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
с. Успенское.

(Получено 14 I 1965).

---

[1] За обсуждение вопроса об адаптации растений автор благодарит проф. А. А. Молчанова и ст. научн. сотр. А. Я. Орлова.

УДК 581 527.5 : 633.88

В. Б. Куваев

ПОНЯТИЯ ГОЛО- И ЦЕНОАРЕАЛА НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

С 3 рисунками

Уже в 1820 г. основоположник географии растений А. Гумбольдт, разбирая закономерности распределения растений в зависимости от географической широты, обращал внимание не только на наличие вида, но и на его обилие: «В одной из северных областей, где число сложноцветных или папоротников относится к общему числу явнобрачных, как 1 : 13 и 1 : 25. . . . ., один вид папоротника может занимать площадь в десять раз большую, чем все виды сложноцветных, вместе взятые». Однако в дальнейшем центр тяжести при исследовании географического распространения растений переместился на изучение пределов их ареалов. где виды имеют обычно наименьшие степени обилия.

В новейшей отечественной ареалогической сводке А. И. Толмачева (1962) вопрос о неоднородности ареала по обилию и ценотической значимости вида затрагивается и иллюстрируется на примере *Picea obovata* Ledeb.; вслед за этим отмечается что «В отношении пространств, на которых распространение . . . вида имеет заведомо сплошной характер, оно (нанесение местонахождений на карту, — *В. К.*) на практике и не применяется: соответствующее пространство просто закрашивается или заштриховывается на карте. . . Упор делается на создание возможно правильного представления о пределах распространения вида, т. е. на выявление границ ареала».

Не умаляя важности познания границ ареалов, мы хотели бы обратить внимание на необходимость изучения его содержания. В этой области исследование, как нам кажется, отстает от запросов практики, хотя независимо от последних оно могло бы дать весьма ценные результаты в области теоретической. Известное исключение представляет недавняя работа Толмачева (1961) о составлении карт ареалов лекарственных растений, в которой обращается внимание на выявление мест массового произрастания каждого растения. В более развернутом виде это положение было высказано Толмачевым в докладе на совещании по изучению ресурсов лекарственных растений в ВИЛАРе в 1964 г.

Из наблюдений на обширных территориях Якутии и Приамурья мы сделали вывод, что в распределении исследованных нами видов существует определенная закономерность: в общих пределах ареала выделяется территория с повышенным ценотическим значением вида, на которой он выступает в тех или иных сообществах как эдификатор, доминант или отличается повышенным участием в растительном покрове сравнительно с прочими частями ареала (Куваев, 1964). При этом границы ареала в целом, охватывающие территорию с любым наличием вида («флороареал».[1] «голоареал»), определяются факторами наиболее общего значения — основными климатическими показателями (годовые суммы тепла, длительность вегетационного периода и т. п.), историей вида и занимаемой им области и т. д. Включенная в голоареал территория с повышенной ценотической ролью вида, которую мы будем называть «ценоареал», ограничивается факторами более локального значения: выходами геологических пород, почво-грунтами, макрорельефом и т. п.

Объективность этого заключения, возникшего первоначально из самых общих ботанико-географических наблюдений, и необходимость его введения в научный и практический обиход подтвердились при последующей работе по оценке природных ресурсов лекарственных растений. Так, например, неоднородность ареала отчетливо вырисовывается при сопоставлении ареала изучавшейся нами живокости *Delphinium confusum* M. Pop. (источник получения алкалоида кондельфина, обладающего курареподобным действием) с довольно узким районом размещения зарослей этого растения (Куваев и др., 1964). Голоареал этой живокости охватывает основную часть Тянь-Шаня, исключая его восточные районы и Центральный Тянь-Шань; район же размещения зарослей, в котором она выступает как доминант I яруса горных степей и лугостепей, занимает относительно небольшую территорию в верхнем течении р. Таласс и, по данным А. И. Шретера, территорию на северном склоне Киргизского хребта между Карабалты и г. Фрунзе (рис. 1). Безусловно, намеченные нами границы распространения этой живокости в дальнейшем будут уточняться; однако самый факт наличия в пределах ареала довольно четко ограниченной территории со значительным «сгущением» численности данного вида можно считать установленным.

Другим примером может послужить горичник *Peucedanum morisonii* Bess., одна из географических рас, которые составляют в пределах секции *Eupeucedanum* Duby естественную группу, включающую на территории СССР также *P. ruthenicum* M. B., *P. songoricum* Schischk. и *P. tauricum* M. B. Горичник Морисона представляет собою наиболее мощно развитую форму в названной секции, обладающую к тому же самым обширным ареалом (рис. 2). Широко распространенный и дающий большую растительную массу для переработки, он стал использоваться как источник промышленного получения фурокумарина, пеуцеданина (применяемого в сочетании с тиотефом при лечении рака и для лечения витилиго), хотя первоначально пеуцеданин был получен из *P. ruthenicum*. По-видимому, исходная для этой группы форма *Peucedanum* расселилась по территории Европы и Западной Сибири еще в третичное время; оледенение обусловило в дальнейшем дизъюнкцию ареала в области Южного Урала, отделяющую в настоящее время горичник Морисона и горичник джунгарский от общего ареала секции, в котором они занимают восточное крыло. Восточную границу ареала горичника Морисона образуют Солгонский кряж, Кузнецкий Алатау, устье Чулышмана, Катунь. Будучи видом лесостепной и степной экологии, горичник Морисона ограничивается в своем распространении: на севере — полосой со смыканием березовых колков в более или менее сплошные леса (что сопряжено с широким развитием сфагновых и других болот), на юге — пустынно-степными бурыми и пустынными серобурыми почвами. Верхний его предел составляют высоты около 700 м над ур. м. (Алтай). Как видно из рис. 2, ценоареал горичника Морисона смещен к северным пределам распространения вида (как и в случае живокости спутанной) и простирается от Тобол-Ишимского междуречья до меридиана ст. Тайга. Он располагается в полосе сибирской березовой лесостепи и в северной части полосы разнотравно-типчаково-ковыльных степей, к нему может быть отнесен и северо-запад Алтая.

---

[1] Термин «флороареал» не вполне удачен и в дальнейшем для обозначения ареала в целом мы пользуемся термином «голоареал».

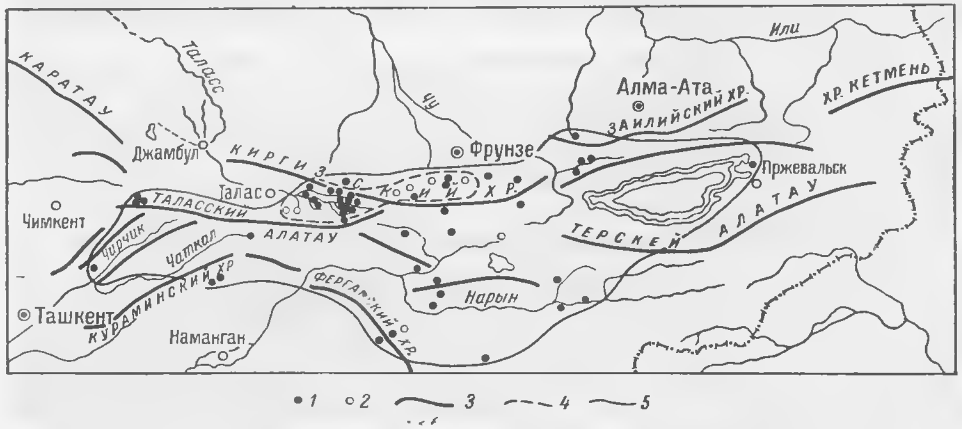


Рис. 1. Ареал *Delphinium confusum* M. Pop.

1 — пункты сбора гербарных образцов; *2* — нахождения, не подкрепленные гербарием; *3* — горные хребты; *4* — граница ценоареала; *5* — граница голоареала.

Ареалы приведенных нами видов лишены дизъюнкций: их целостность свидетельствует, что перед нами — молодые формы, находящиеся в процессе расселения. В обоих случаях ценоареал резко уступает по площади голоареалу, что, возможно, связано именно с интенсивным расселением вида, в ходе которого он попадает на территории с условиями, не позволяющими ему пока занять существенную ценотическую роль. Очевидно, в таком соотношении голо- и ценоареала — одно из подтверждений прогрессивного характера вида. В противовес этому мыслимы случаи, когда всю основную площадь, занимаемую давно сложившимся видом, составляет ценоареал. Следует заметить, что у некоторых видов ценоареал занимает еще меньшую площадь, соотношение которой с площадью голоареала не идет в сравнение с приведенными примерами. Так, *Tofieldia cernua* Smith представлена на огромных территориях Якутии, Забайкалья и юга Средней Сибири, однако повсюду диффузно. Лишь на горе Эвота в Южной Якутии мы обнаружили сообщества с ее повышенной ценотической ролью: в тайге с *Picea obovata* близ верхнего предела древесной растительности она доминировала в нижнем ярусе кустарничково-травяного покрова, давая покрытие 10% при обилии cop.^{2} на больших площадях.

У обоих приведенных нами ранее видов ценоареал смещен к северной границе их распространения; в результате на севере темп убывания численности вида в растительном покрове оказывается более стремительным, а граница его распространения более резкой. Обычно резкость границы ареала объясняется в географии растений продвижением вида в современный период (Толмачев, 1962, и др.); но в данном случае возможно иное объяснение. В нашем полушарии более благоприятные для растений (в общем) южные зоны дают видам северного происхождения больше возможностей к продвижению: суровость северных зон ограничивает их расселение гораздо резче. Поэтому заранее можно предполагать для очень многих наших растений размещение ценоареала как территории с повышенной ценотической ролью вида именно в северной части ареала. Это объяснение, относящееся только к молодым видам, не пережившим сложной истории, не согласуется с пантопной теорией (Пачоский, 1925), отводящей незначительную роль миграциям видов; в настоящее время политопное возникновение видов принимается лишь как исключение (Толмачев, 1958).

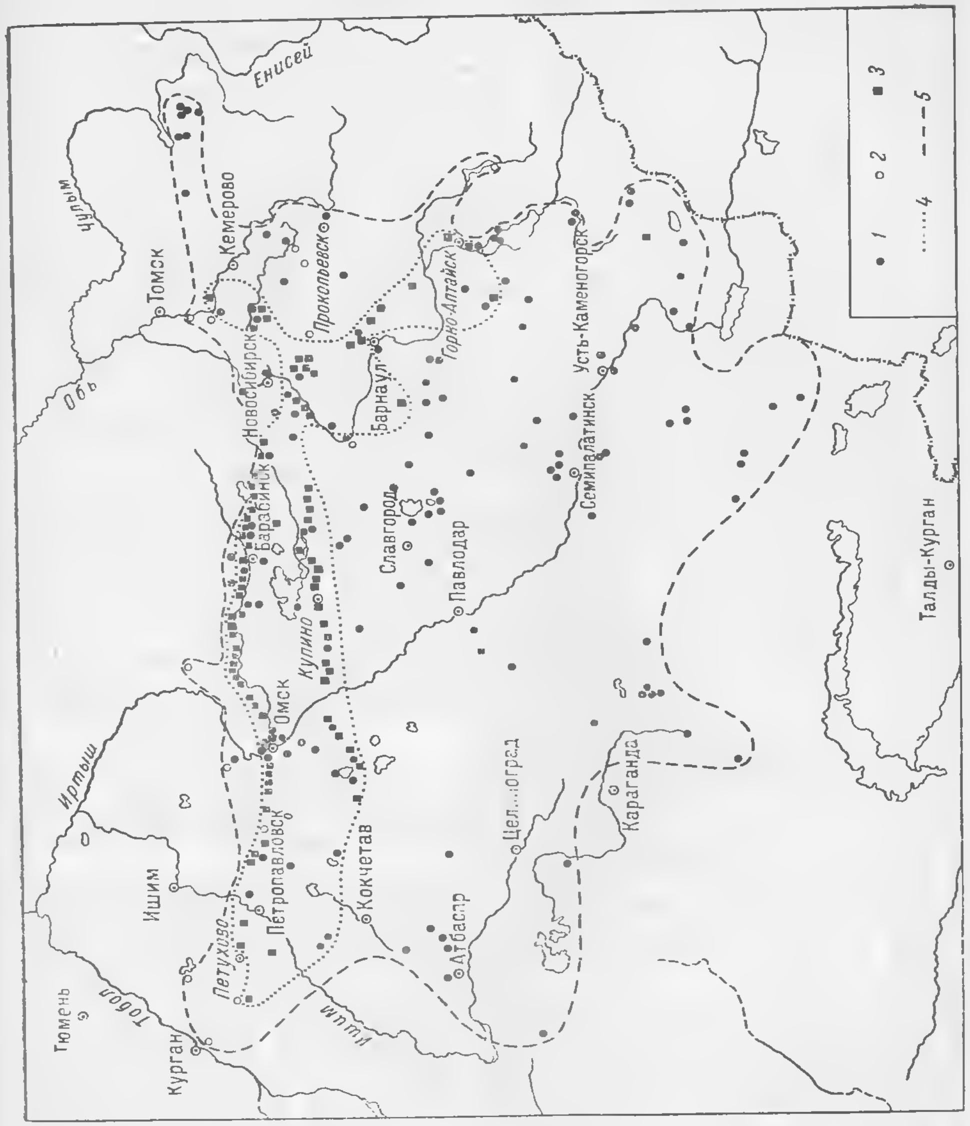


Рис. 2. Ареал *Peucedanum morisonii* Bess.

1 — нахождения по гербарным материалам; *2* — нахождения по литературным данным; *3* — заросли производственного значения; *4* — граница ценоареала; *5* — граница голоареала.

Предлагаемое здесь подразделение ареала, разумеется, не мыслится как имеющее место для всех видов даже в пределах умеренной зоны. С другой стороны, уже сейчас можно представить и более сложное его расчленение, в первую очередь для лучше изученных эдификаторов лесных сообществ. Так, *Abies sibirica* Ledeb.[1] в предгорьях и горах западного склона Алтая, Салаирском кряже, Кузнецком Алатау, Западном Саяне и в северной части Восточного Саяна примерно до р. Пойма (97° в. д.) является главным лесообразователем (рис. 3). К западу от этой территории до западных склонов Урала (Куваев, 1965), к востоку до восточно-прибайкальских горных поднятий и на северо-восток до широты пристаней Улькан на Лене и Кутима на Киренге и до Верхне-Ангарской котловины пихта выступает как соэдификатор в пихтово-еловых лесах (Карта лесов СССР, 1955, и др.); данную часть ареала следовало бы отличать от той, где пихта представляет собою господствующую породу. В целом обе эти части составляют ценоареал вида. За его пределами распространение сибирской пихты прослежено нами на приленских территориях и в Южной Якутии. Отдельными деревьями и группами деревьев пихта продвигается на северо-восток вниз по Лене, причем ведет себя как горная порода: занимает только платообразные вершины наиболее высоких холмов на приленских территориях, имеет отчетливую нижнюю границу несколько менее 500 м над ур. м. В форме изредка плодоносящих деревьев, вкрапленных в тайгу на плато, пихта отмечалась нами до Дабанской тропы на междуречье Нюя-Пеледуй (левобережье Лены, несколько восточнее 112° в. д.); по левобережью Нюи эта форма почти достигает 111° (р. Тымпычан). Далее на восток пихта продвигается в этом районе по долинам наиболее крупных рек в форме стланика и полустланика под пологом приречных лесов. По Лене она отмечена нами до о. Елового у Мухтуи (ныне г. Ленск), т. е. немного не достигает 115° в. д. (по сообщениям местных жителей, встречается и ниже в пределах Ленского района); вниз по Нюе пихтовый стланик местным населением отмечался до р. Хамака (= Камака, 111°30′). Что же касается северо-восточных пределов ареала (Южная Якутия), то здесь сибирская пихта отмечалась местным населением и нами только в виде стланика и низкорослых вегетирующих деревцов до 2 м высотой, с укореняющимися нижними ветвями, начиная от р. Лапри у подножий южного склона Станового хребта до г. Алдана и далее к р. Алдан; особого развития пихтовый стланик достигает в районе Алданских гольцов (Куваев, 1964). Нам представляется правомерным выделение в качестве самостоятельных частей голоареала территорий с наличием древовидной пихты и, кроме того, самых периферических участков ареала, где пихта представлена стланиковыми и полустланиковыми формами. Таким образом, ареал данного вида может быть расчленен на 4 выдела (рис. 3): а) территории, где вид выступает как эдификатор (рис. 3, *1*); б) территории, где пихта — соэдификатор (*2*); в) территории с вкраплениями древовидных, изредка плодоносящих форм (*4*); г) территории с вегетирующими стланиковыми и полустланиковыми формами пихты (*5*).

Как видно из схемы (рис. 3), территория с максимальной ценотической ролью пихты (первые два выдела, образующие ценоареал) находится ближе к южным пределам ареала. Возможно, что первоначально она также размещалась в северной его части и лишь в ходе последующей длительной истории распределение пихты в пределах ареала приняло современный характер.

Особенно перспективно углубленное исследование ареалов на предлагаемой основе прежде всего для производственных целей. В частности, при определении природных запасов того или иного вида ресурсоведы сталкиваются с серьезными затруднениями: к такому определению нельзя приступить, не располагая картой ареала, но имеющиеся карты для ресурсных целей использовать трудно, так как на них совершенно не отражается самое главное для этих целей — степень участия вида в растительном покрове. Составление же карты заново с выделением территории ценоареала по гербарным сборам нереально, поскольку даже обилие вида коллекторами указывается очень редко. Приводя составленные по стандартной методике карты ареалов важнейших лекарственных растений, А. Ф. Гаммерман и Е. Ю. Шасс (1954) вынуждены были в виде комментария к ним перечислять в тексте районы, наиболее перспективные для заготовок; однако в ряде случаев установить место расположения этих районов на прилагаемой карте весьма трудно. В результате приходится руководствоваться текстовой частью, а исключительно трудоемкая работа по составлению карты ареала в значительной мере лишается смысла. Для целей, которые ставили перед собою авторы, необходимо выявление ценоареала как поля для последующих ресурсных изысканий; однако выполнение такой работы в камеральных условиях невозможно без указания в гербарных этикетках хотя бы обилия по Друде на месте сбора и самых общих сведений о характере его распространения в данном районе («обычно повсюду»; «редкими зарослями»; «только в данном пункте», и т. д.).

В зоне ценоареала вид занимает наиболее разнообразные обитания и на них также идет процесс дифференциации последнего, как и на окраинах ареала. Поэтому для целей интродукции и селекции вида необходим подбор образцов не только с периферических частей ареала, но и с крайних обитаний в пределах ценоареала.

Сказанным не отрицается значение составления общих карт ареалов для практических целей. Оно помогает выявить факторы, ограничивающие распространение вида, что уже само по себе есть решение ряда вопросов, связанных с его введением в культуру и т. д. Например, очевидную несовместимость горичника Морисона с по-

---

[1] О лекарственном использовании пихты см.: Государственная фармакопея СССР, изд. IX, 1961 : 101; Атлас лекарственных растений СССР, 1962 : 442.

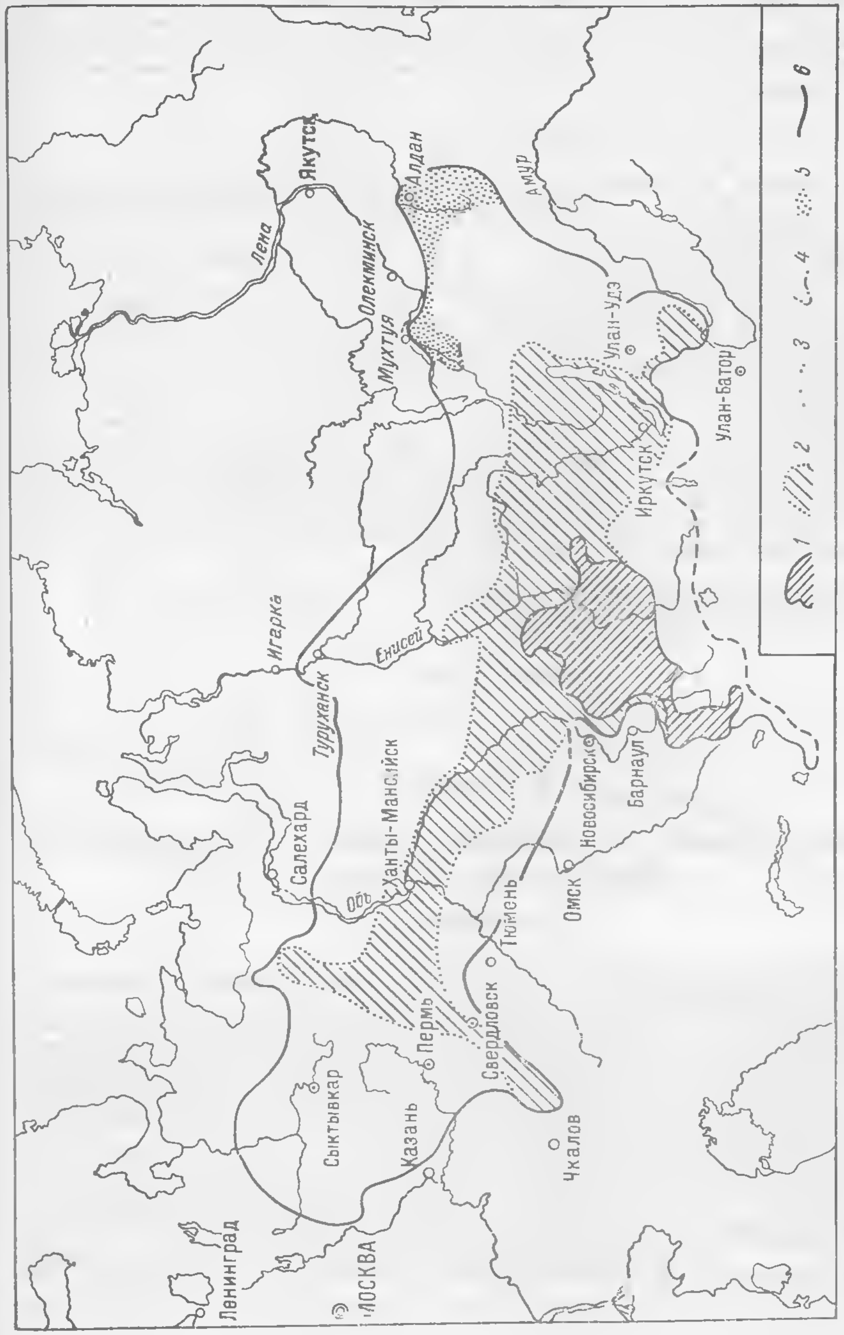


Рис. 3. Ареал *Abies sibirica* Ledeb.; при составлении использованы данные Я. Я. Васильева, 1949; А. Ф. Гаммерман и Е. Ю. Шасс, 1954; Карта лесов СССР, 1955; наблюдения автора, 1964, 1965.

1 — часть ценоареала пихты сибирской с чистыми ее насаждениями; *2* — территории, где пихта согосподствует; *3* — граница ценоареала (охватывает *1* и *2*); *4* — граница древовидной формы пихты; *5* — территории со стланиковой и полустланиковой формами пихты; *6* — граница ареала пихты.

стоянной мерзлотой удалось подметить благодаря сопоставлению общей карты его ареала с границей распространения мерзлоты (Почвенная карта СССР, 1960). Значение этого факта для интродукции данного вида не требует комментариев.

Предлагаемая разработка ареалов требует привлечения не только чисто флористических сведений, но и данных о ценотической и экологической характеристике вида, его биологии, жизненных формах и т. п. Естественно, такая разработка очень трудоемка, но в настоящее время она стала остро необходима для решения ряда производственных задач. Как нам кажется, ее результаты могли бы стать ключом также в решении ряда спорных или неясных вопросов географии и биологии растений, проблем, связанных с изменением пределов древесной растительности, с интродукцией ряда дикорастущих растений и т. д., что позволяет рекомендовать данную методику для широкой проверки.

Литература

Васильев Я. Я. (1949). *Abies* Mill. — Пихта. В кн.: Деревья и кустарники СССР. I. — Гаммерман А. Ф. и Е. Ю. Шасс. (1954). Карты распространения важнейших лекарственных растений СССР. БИН АН СССР. — Карта лесов СССР 1 : 2 500 000. (1955). — Куваев В. Б. (1964). Ботанико-географический профиль через левобережье Амура и Южную Якутию. Бот. журн., 4. — Куваев В. Б. (1965). Список растений Приполярного Урала и сопредельных низменностей. Матер. по изуч. флоры и растит. Урала. II. — Куваев В. Б., М. И. Власов, И. А. Губанов. (1964). Живокость спутанная *Delphinium confusum* M. Pop. — новое лекарственное растение. Бот. журн., 7. — Пачоский И. К. (1925). Ареал и его происхождение. Журн. РБО, 1—2. — Почвенная карта СССР 1 : 10 000 000. (1960). — Толмачев А. И. (1958). Ареал вида и его развитие. В сб.: Проблема вида в ботанике, I. — Толмачев А. И. (1961). Общие указания о порядке проведения работы по составлению карт ареалов лекарственных растений и размещения их зарослей. — Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах. Шретер А. И. (1949). Отчет о работе Киргизской экспедиции 1949 г. — Humboldt A. (1820). Sur les lois que l'on observe dans la distribution des formes végétales (Dictionaire des sciences naturelles, XVIII).

Всесоюзный научно-исследовательский институт
лекарственных и ароматических растений,
п/о ВИЛАР Московской области.

(Получено 7 IX 1964).

УДК 581.9+581.5 : 582.739

И. Н. Сафронова

О РАСПРОСТРАНЕНИИ И ЭКОЛОГИИ *CARAGANA BONGARDIANA* (FISCH. ET MEY.) POJARK.[1]

С 3 рисунками

Caragana bongardiana (Fisch. et Mey.) Pojark. — одно из редко встречающихся растений Центрального Казахстана.

В монографии рода *Caragana* В. Л. Комаров (1908) рассматривал *C. bongardiana* как одну из очень редких разновидностей *C. tragacanthoides* (Pall.) Poir., мало отличающуюся от *C. pleiophylla* (*C. tragacanthoides* β. *bongardiana* Fisch. et Mey.). А. И. Пояркова (1945) выделила и *C. bongardiana* (Fisch. et Mey.) Pojark. и *C. pleiophylla* (Rgl.) Pojark. в самостоятельные виды. Они вместе с *C. hololeuca* Bge. и *C. tragacanthoides* (Pall.) Poir. образуют ряд *Tragacanthoides* Pojark.[2]

Ареал видов этого ряда в СССР расчленен на три части: 1) на юге распространена *C. pleiophylla* (Тянь-Шань, Памиро-Алай; в последнем только на северном склоне Алайского хребта); 2) на северо-востоке — *C. hololeuca* (Алтай и Зайсанская депрессия — Черный Иртыш) и *C. tragacanthoides* — эндем Зайсанской котловины; в Южном Алтае встречаются отдельные местонахождения *C. bongardiana*; 3) в северо-западной части ареала этого ряда распространена *C. bongardiana* (северо-западное Прибалхашье).

На основе гербарных материалов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Института ботаники АН Казахской ССР нами составлена точечная карта ареала *C. bongardiana* (рис. 1). Ареал *C. bongardiana* состоит как бы из двух частей — западной и восточной.

Западная часть ареала приурочена к северо-западному Прибалхашью. В районе ст. Киик Карагандинской области на склонах мелкосопочника нами были обнаружены заросли *C. bongardiana* — ассоциации степной растительности с ее участием. Этот вид к северо-западу от ст. Киик встречается до гор Кызыл-Так, а к юго-востоку — до ст. Моинты.

Из указанного района имеются следующие сборы *Caragana bongardiana*: 1) З. В. Карамышева и А. А. Юнатов, 25 VI 1961, в 13 км к с.-з. от ст. Киик на склонах гор Капалы; 2) В. И. Грубов и Н. Любарский, 30 VII 1955, в долине р. Моинты, в 6 км к северу от ст. Киик; 3) З. В. Кубанская и М. Байтенов, 2 VI 1953, в долине р. Моинты вблизи г. Шунды; 4) Е. И. Рачковская, 24 VI 1959, в 3 км к югу от ст. Киик, на делювиально-пролювиальной равнине; 5) З. В. Карамышева и А. А. Юнатов, 25 VI 1961, в гранитном мелкосопочнике, в 20 км к с.-з. от ст. Моинты; 6) Е. Ф. Степанова, в пойме р. Моинты севернее ст. Моинты.

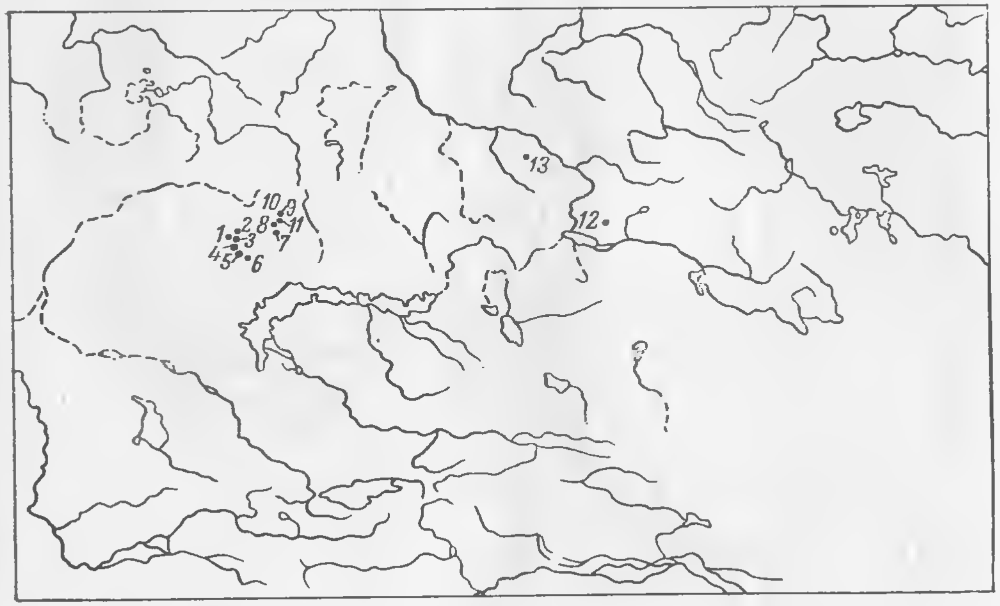


Рис. 1. Ареал *Caragana bongardiana* (Fisch. et Mey.) Pojark.

В районе рудника Акчатау: 7) Г. М. Потапов, 27 VII 1950. г. Кара-Оба; 8) В. П. Голоскоков, 28 VII 1949, по террасам р. Кара-Сай; 9) А. А. Дмитриева, 6 VI 1937, в урочище Каргалы, в 100 км к северу от г. Бектау-Ата; 10) и 11) Е. И. Рачковская и И. Н. Сафронова, 11 VI 1964. в 12 км и в 30 км к с.-с.-в. от рудника Акчатау.

Восточная часть ареала *Caragana bongardiana* приурочена к Алтаю (на рис. 1, *12*, *13*). По личному сообщению Е. Ф. Степановой, она собирала *C. bongardiana* на южном склоне Курчумского хребта — в окрестностях с. Энбек и в 18 км восточнее с. Калгуты, а также в Калбинском хребте — по склонам гор Аир-Тау по тракту от Усть-Каменогорска до ст. Сантиз-Тюбе. В гербарии Института ботаники АН Казахской ССР имеется *C. bongardiana*, собранная в 1955 г. К. Параскивом в пойме Черного Иртыша, но, к сожалению, точное местонахождение не указано.

Таким образом, *Caragana bongardiana* имеет небольшой разорванный ареал (Центральный Казахстан и Юго-Западный Алтай) (рис. 1).

Куст *Caragana bongardiana* состоит из системы парциальных кустов. Формообразование куста напоминает формообразование куста *Rosa spinosissima* L., которое было изучено Л. С. Родман (1957). Так же как и *R. spinosissima*, *C. bongardiana* в зависимости от условий существования может иметь различную форму куста. В логах, по трещинам у выходов горных пород, в долинах рек отдельные парциальные кусты ее сближены, образуют куртины. Так, например, по наблюдениям в 12 км к с.-с.-в. от рудника Акчатау на плитах горной породы размеры куртин различны — 1×1, 2×1, 3×1.5, 4×2, 3×3 м². Высота куста 35—40 (70) см.

На щебнистых склонах сопок группы парциальных кустов *C. bongardiana* отстоят друг от друга на бо́льшие расстояния (30 см и более).

Каждый парциальный куст состоит из главной оси (оси I порядка), на ней образуются укороченные боковые побеги (1—2.5 см). Нарастание оси идет моноподиально.

---

[1] Материалы для этой статьи собраны во время работы автора в составе Казахстанской биокомплексной экспедиции БИН и ЗИН АН СССР в 1959 г. и Восточно-Казахстанской экспедиции БИН АН СССР в 1964 г.

[2] К этому же ряду А. И. Пояркова (1945) относит следующие виды, распространенные за пределами СССР: *Caragana leucospina* Kom. (Кашгария), *C. gerardiana* Royle (Сев.-Зап. Гималаи), *C. przewalskii* Pojark. (Ганьсу, Алашань), *C. franchetiana* Kom. (Юннань), *C. kozlovii* Kom. и *C. roborowskii* Kom. (Тибет).

Образование удлиненных боковых побегов (до 20—25 см длиной) наблюдается редко, обычно в верхней части куста. Из спящих почек в подземной части оси образуются побеги кущения (оси II порядка), которые укореняются и могут существовать после отмирания материнской оси. Оси II порядка ветвятся и дают новые побеги кущения, аналогично осям I порядка.

Подробное биолого-морфологическое изучение куста *C. bongardiana* нами не проводилось, поэтому предельное число порядков кущения и ритм развития побегов остались неизвестны.

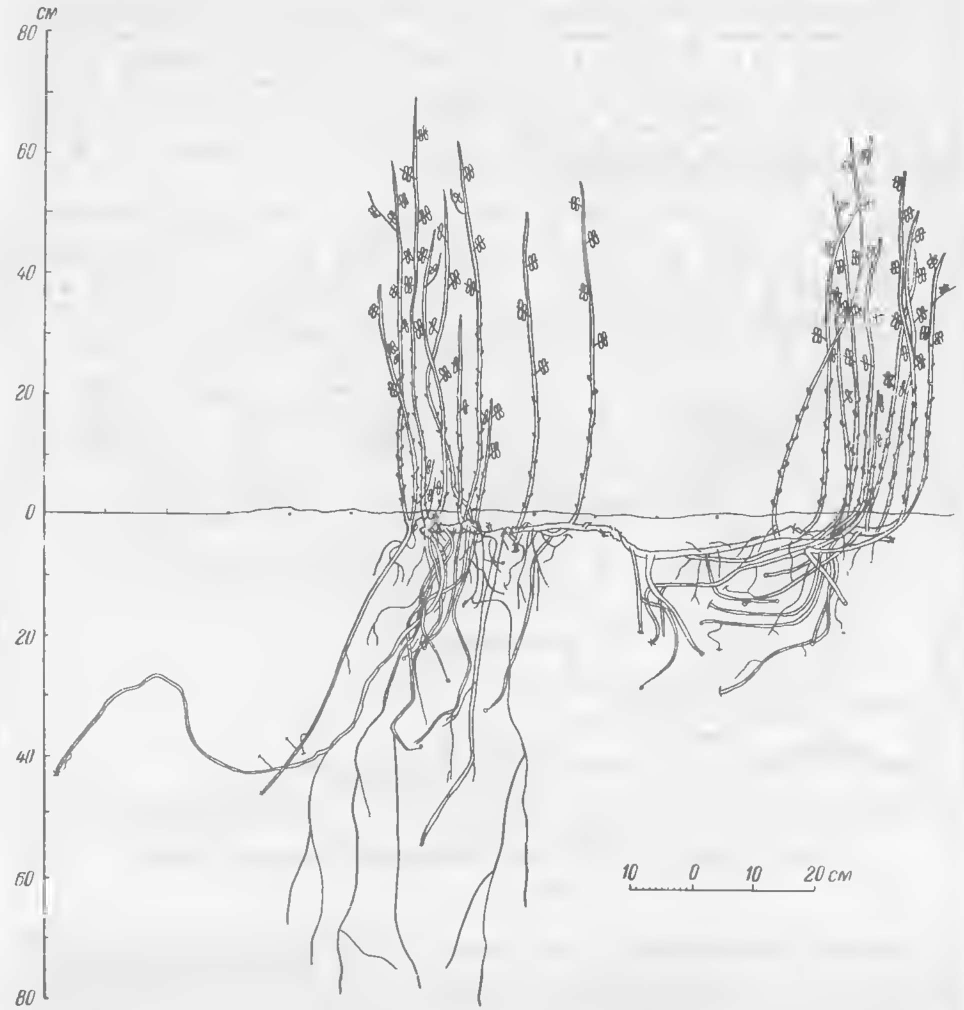


Рис. 2. Вертикальная проекция куста *Caragana bongardiana* (Fisch. et Mey.) Pojark.

По сравнению с кустом *Rosa spinosissima*, куст *Caragana bongardiana* отличается тем, что нарастание осей по моноподиальному типу идет дольше, удлиненные боковые побеги образуются позднее, формируется очень много укороченных боковых побегов, которые рано отмирают.

На подземной части оси I порядка, кроме побегов кущения, из спящих почек образуются корневищеподобные горизонтальные побеги, которые дают начало новому парциальному кусту. Корневищеподобные побеги располагаются на глубине 4—8 см, диаметр побегов 1—2.5 см, длина 8—30 см.

Нами сделана зарисовка вертикальной проекции подземной части куста *C. bongardiana* в караганово-киргизскоковыльной ассоциации, в нижней части пологого склона юго-западной экспозиции, в 30 км к северу от рудника Акчатау Карагандинской области (рис. 2).

Корневая система *C. bongardiana* представляет собой систему разветвленных придаточных корней (главный корень отмирает рано). Основная масса корней располагается в слое до 38—40 см. Этот слой почвы рыхлый, щебнистый, до 21 см — пылеватый, ниже — с неясно ореховато-комковатой структурой. Диаметр корней у основания 0.4—1.5 см. Тонкие корни (*d* — 0.1—0.2 см) идут до глубины 80—82 см. Почвенный слой на этой глубине плотный, с неясно выраженными чертами солонцеватости, с обильным включением щебенки.

Обычно *C. bongardiana* приурочена к почвам легкого механического состава (легкосуглинистым) и встречается в местообитаниях с достаточным увлажнением (в логах по выходам коренных пород, на щебнистых склонах).

Местонахождения *C. bongardiana* отмечены только в пределах подзоны пустынных полынно-дерновиннозлаковых степей.

Можно выделить два основных типа местообитаний *C. bongardiana*: 1) щебнистые склоны мелкосопочника, на которых она образует кустарниковые степи, а в логах у подножий сопок и по трещинам у выходов коренных пород — заросли; 2) долины рек, старые русла на равнине, где образует заросли.

Через грядово-холмистый сглаженный мелкосопочник близ рудника Акчатау был заложен профиль по направлению с с.-в. на ю.-з. (рис. 3). Вершины сопок заняты тонконогово-полынными ассоциациями, верхние части склонов — сублессингиановополынными и сублессингиановополынно-типчаковыми ассоциациями.

Для мелкосопочника очень характерны кустарниковые заросли и степи с участием *Caragana bongardiana* и *Spiraea hypericifolia* по склонам всех экспозиций. Мелкосопочник литологически неоднороден. Для сопок, сложенных породами, дающими дресву, характерны ассоциации со *Spiraea hypericifolia* — сублессингиановополынно-злаковые (с *Festuca sulcata, Stipa kirghisorum*). *Caragana bongardiana* в этих сопках образует заросли (вместе со *Spiraea hypericifolia*) в средних и нижних частях склонов.

Кустарниковые степи с *Caragana bongardiana* приурочены к сопкам с более щебнистыми склонами, здесь они характерны для склонов южных экспозиций и представлены сублессингиановополынно-злаковой (с *Festuca sulcata, Stipa kirghisorum, C. bongardiana*) и караганово-киргизскоковыльной ассоциациями.

Профиль характеризует распространение кустарниковых степей и зарослей *Caragana bongardiana* в северной полосе подзоны пустынных степей.

В южной полосе этой подзоны, на границе с пустыней (район ст. Киик) *Caragana bongardiana* чаще всего образует заросли по сухим руслам рек на равнине, по трещинам у выходов коренных пород, окаймляет лога со *Spiraea hypericifolia*. Травяной покров в зарослях этой караганы состоит преимущественно из *Stipa kirghisorum, Stipa kirghisorum + Artemisia sublessingiana* или *Festuca sulcata + Stipa kirghisorum*.

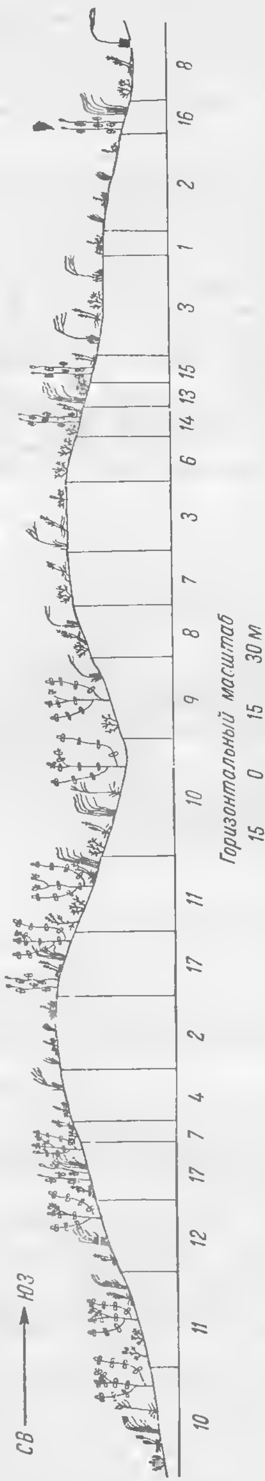


Рис. 3. Схема профиля через грядово-холмистый мелкосопочник близ рудника Акчатау Карагандинской области.

Степные группировки: *1* — тонковатополынная (Artemisia gracilescens); *2* — ковылково-тонковатополынная (Artemisia gracilescens + Stipa orientalis); *3* — тырсиково-тонковатополынная (Artemisia gracilescens + Stipa sareptana); *4* — тонковатополынно-тырсиковая (Stipa sareptana + Artemisia gracilescens); *5* — тонковатополынно-типчаковая (Festuca sulcata + Artemisia gracilescens); *6* — сублессингиановополынная (Artemisia sublessingiana); *7* — сублессингиановополынно-типчаковая (Festuca sulcata + Artemisia sublessingiana); *8* — сублессингиановополынно-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana + Festuca su cata + Artemisia sublessingiana); *9* — сублессингиановополынно-спирейно-злаковая (Stipa lessingiana—Spiraea hypericifolia—Artemisia sublessingiana); *10* — сублессингиановополынно-злаковая со *Spiraea hypericifolia* ([Spiraea hypericifolia] — Festuca sulcata + Stipa kirghisorum + Stipa capillata + Artemisia sublessingiana); *11* — полынно-спирейно-злаковая (Festuca sulcata + Stipa kirghisorum — Spiraea hypericifolia—Artemisia sublessingiana + Artemisia marschalliana); *12* — злаково-спирейная (Spiraea hypericifolia—Festuca sulcata + Stipa kirghisorum); *13* — киргизскоковыльно-сублессингиановополынная (Artemisia sublessingiana + Stipa kirghisorum); *14* — сублессингиановополынно-злаковая с одиночными кустами караганы ([Caragana bongardiana] — Festuca sulcata + Stipa kirghisorum + Artemisia sublessingiana); *15* — злаковая с разреженными кустами караганы ([Caragana bongardiana] — Festuca sulcata + Stipa kirghisorum); *16* — караганово-киргизскоковыльная (Stipa kirghisorum—Caragana bongardiana); *17* — спирейно-карагановая со злаковым травяным покровом (Caragana bongardiana + Spiraea hypericifolia- Stipa kirghisorum + Festuca sulcata).

Для района близ ст. Киик характерен скалистый мелкосопочник с выходами кварцитов. На южных склонах мелкосопочника преобладают группировки полынно-боялычевые, кокпековые, тасбиюргуновые: на северных склонах — сублессингиановополынные. По северным склонам встречаются и кустарниковые степи с участием *C. bongardiana*, а именно ассоциации типчаково-киргизскоковыльная с *C. bongardiana* и тырсиково-сублессингиановополынная с *C. bongardiana*.

Общее проективное покрытие в кустарниковых степях с *Caragana bongardiana* — 50—70%.

Кроме *C. bongardiana*, в составе соответствующих ассоциаций всегда присутствует кустарник *Spiraea hypericifolia*, обычен кустарничек *Ephedra distachya*. Доминируют в ассоциациях плотнодерновинные злаки — *Stipa kirghisorum*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Stipa sareptana*. Полукустарнички не характерны, только *Artemisia sublessingiana* иногда бывает обильна. Видовой состав разнотравья очень бедный, это главным образом коротковегетирующие растения, эфемероиды (*Tulipa patens*) и эфемеры (*Tauscheria lasiocarpa*, *Lappula patula*, *Lepidium* sp.).

В зарослях этой караганы общее проективное покрытие увеличивается до 95%, становятся более обильны гемиэфемероиды — *Ferula tatarica*, *F. songorica*. Всегда присутствует каменисто-степной эфемероид *Rindera tetraspis*. Из длительновегетирующего разнотравья обычны *Echinops ritro* и *Verbascum phoeniceum*.

Нельзя не отметить, что в кустарниковых степях и зарослях *Caragana bongardiana* почти всегда доминирует *Stipa kirghisorum*, казахстанско-среднеазиатский вид ковыля, ареал которого приурочен к горным степям Средней Азии, преимущественно горной системы Тянь-Шаня, а также к сухостепной и пустынно-степной подзоне в пределах Казахского мелкосопочника; изолированно этот вид ковыля встречается в Мугоджарах (Лавренко, 1956).

Такова в кратких чертах география, экология и фитоценология до сих пор мало известного вида *Caragana bongardiana*, эндема центральной части Казахского мелкосопочника и Юго-Западного Алтая, представляющего собою крайнее северо-западное звено центральноазиатского ряда *Tragacanthoides* рода *Caragana*.

Литература

Комаров В. Л. (1908). Монография рода *Caragana*. Тр. С.-Петербургск. бот. сада, XXIX, 2. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, II. — Пояркова А. И. (1945). Род *Caragana*. Флора СССР, 11. — Родман Л. С. (1957). Образование кустарниковой формы у *Rosa spinosissima* L. в условиях кустарниковых степей западных предгорий Алтая. Бюлл. МОИП, отд. биологии, LXII (1). — Сафронова И. Н. (1964). Кустарниковые степи и кустарниковые заросли в сухостепной и пустынно-степной подзонах Центрального Казахстана. Бот. журн., 10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 III 1965).

УДК 582.632 (477.42)

Г. К. Смык

ДУБ СКАЛЬНЫЙ *QUERCUS PETRAEA* LIEBL. В ЖИТОМИРСКОМ ПОЛЕСЬЕ

С 1 рисунком

Известно, что дуб скальный *Quercus petraea* Liebl. распространен в европейской части СССР, восточным крылом его ареала охвачены: Литва, Украина — западные области и восточные — до верхнего течения Буга, среднего течения Днепра и Прута, Южный Крым и Северный Кавказ.

Согласно данным З. Ф. Савченко-Погребняк (1955), восточная граница естественного ареала дуба скального на территории УССР проходит значительно западнее Житомирской области. Однако летом 1960 и 1961 гг. мы нашли дуб скальный в Словечанском районе Житомирской области в нескольких местах в естественных насаждениях (см. рисунок). В 1960 г. он был найден на территории Усовского (урочища Корные, Башня, Вершина) и Кованского (урочище Каменная Горка) лесничества.

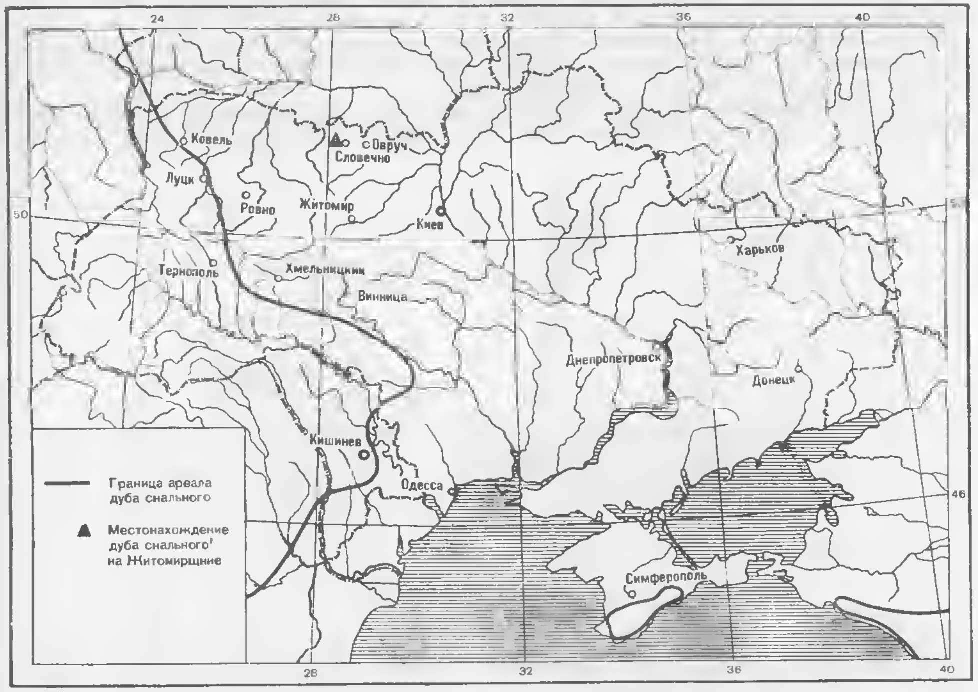
В урочище Каменная Горка, находящемся в непосредственной близости от с. Червонка, дуб скальный представлен в насаждении единичными экземплярами в молодом возрасте, 20—25 лет, отдельные деревья достигают высоты 10—12 м. Отсутствие старых деревьев дуба скального в указанном урочище объясняется тем, что во время войны деревья в этих местах были сплошь вырублены.

Дуб скальный обнаружен здесь в насаждении, где доминируют дуб обыкновенный *Quercus robur* L. и береза бородавчатая *Betula verrucosa* Ehrh.

В урочищах Корные, Вершина и Башня (Усовское лесничество), более удаленных, чем урочище Каменная Горка от населенных пунктов и далеко от дороги, часто можно встретить деревья дуба скального в возрасте 55—70 лет и более, достигающие 50 см в диаметре и 20—25 м высоты. В количественном отношении дуб скальный составляет здесь около 40% от числа всех деревьев, приходящихся на 1 га площади, остальное приходится на долю дуба обыкновенного и березы бородавчатой. Значительно реже в таких насаждениях встречаются сосна обыкновенная *Pinus silvestris* L. s. str. и сосна Фомина *Pinus fominii* Kondr.

На отдельных небольших участках, не превышающих 0.25—0.40 га, в урочищах Вершина и Корные встречаются почти чистые насаждения дуба скального с подлеском, составленным азалией *Rhododendron luteum* Sweet.

Небезынтересно отметить, что во всех указанных местонахождениях дуба скального в подлеске неизменно присутствует азалия. Иногда к ней примешивается лещина *Corylus avellana* L. В отдельных местах заросли азалии столь густы, что образуют непроходимые чащи.



Распространение дуба скального на территории УССР (восточная граница ареала) и новое его местонахождение вне ареала в Житомирской области.

В Листвинском лесничестве, недалеко от с. Задорожок, дуб скальный был найден нами летом 1961 г. Здесь он представлен единично в насаждении, где доминирующими породами являются дуб обыкновенный и граб обыкновенный *Carpinus betulus* L., а подлесок составляют лещина, азалия и изредка рябина *Sorbus aucuparia* var. *glabra* Gilib.

Территория, занимаемая лесом с участием дуба скального, холмистая. В геоморфологическом отношении этот район является юго-западным окончанием Овручско-Словечанского кряжа, где наблюдаются выходы на дневную поверхность протерозойского песчаника. Дуб скальный в Словечанском районе приурочен именно к этим выходам песчаника.

Район Овручско-Словечанского кряжа вследствие его геологической и географической обособленности в ледниковый период послужил своеобразным рефугиумом, где сохранились столь интересные виды, как азалия понтийская, дуб скальный, сосна Фомина и др.

В урочище Корные есть отдельные старые деревья дуба скального с усохшими верхушками. По свидетельству местных лесников, эти дубы пострадали от мороза зимой 1932/33 г.

Местное население хорошо отличает дуб скальный от дуба обыкновенного; его называют «мягким» дубом и предпочитают при изготовлении ободьев, клепки и меньше используют в строительстве жилищ.

Литература

Лоначевський О. О. и Ф. О. Гринь. (1952). Сем. *Fagaceae* во «Флорі УРСР», IV. — Малеев В. П., С. Я. Соколов. (1951). Род *Quercus*. Деревья и кустарники СССР, II. — Савченко-Погребняк З. Ф. (1955). Горный дуб.

Киев.

(Получено 1 II 1963).

УДК 581.2 : 634.38

А. А. Никитина

ТЕРАТОЛОГИЯ ЦВЕТКА ШЕЛКОВИЦЫ *MORUS ALBA* L. 'ТАДЖИКСКАЯ БЕССЕМЯННАЯ'

С 3 рисунками

Для познания происхождения покрытосемянных растений особое значение приобретает изучение изменчивости цветка и всего растения в целом. Иногда эта изменчивость приводит к образованию аномальных структур, известных в органографии как уродства или тераты. Вместе с «нормальным» морфогенезом тератогенез принимает участие в создании видов и разновидностей.

Из работ советских ученых по тератологии и формообразованию у растений большой интерес представляют исследования Б. М. Козо-Полянского (1936, 1937), В. Л. Комарова (1940), А. Л. Тахтаджяна (1948), В. Х. Тутаюк (1952), Ал. А. Федорова (1958) и др.

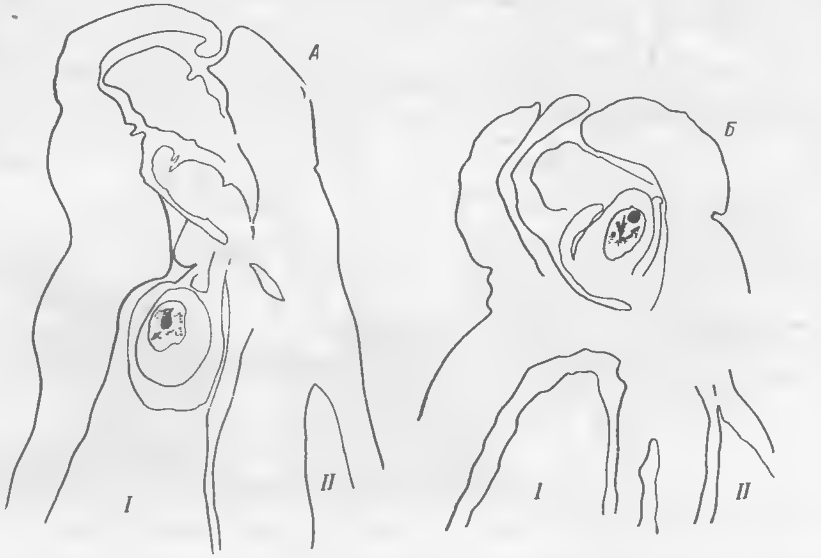


Рис. 1. Последовательные срезы завязи (*А*, *Б*). Увел. 130.

А — заложение анатропной семяпочки в I гнезде завязи; *Б* — семяпочка, сидящая в полости, образованной лопастями рыльца. *I* и *II* — два гнезда завязи.

Б. М. Козо-Полянский (1936) делит уродства на две группы, различные по их филогенетическому значению. Отклонения в ходе развития могут быть связаны с простым нарушением механизма обмена веществ или могут иметь атавистический характер.

Описываемые нами в этом сообщении тераты обнаружены у шелковицы сорта 'Таджикская бессемянная'. М. И. Гребинская (1958) относит этот сорт к спонтанно возникшей разновидности белой шелковицы *Morus alba* L. var. *sterilis capica triploidis* Gr.

А. Л. Тахтаджян (1948) указывает, что у представителей семейства *Moraceae* и *Urticaceae* имеется псевдомонокарпный гинецей димерного плана. Завязь у растений сем. *Moraceae* состоит из двух медианных плодолистиков, из которых задний часто не развивается; у *Morus* он иногда представлен вторым пустым гнездом.

На нашем материале мы встретили именно такой случай. На рис. 1 представлены последовательные срезы одной завязи с двумя гнездами. В одном гнезде (*I*) расположена нормально развитая семяпочка, а второе гнездо (*II*) — пустое. В соответствии с классификацией Козо-Полянского встреченная нами аномалия может быть отнесена к атавизмам. Второй аномалией. встреченной нами в этой же завязи, были тераты семяпочек. Тутаюк (1952) наблюдала их у махровых цветков. По ее данным, аномалии семяпочек в махровых цветках у разных растений довольно однообразны. К наиболее распространенным аномалиям она относит, во-первых, нарушения в нормальном положении семяпочек, характерном для данного вида растений, и, во-вторых, изменение типа семяпочки. Оба эти типа уклонений наблюдались у шелковицы и нами. Так, на рис. 1 видно, что, кроме семяпочки, расположенной в завязи на обычном месте, имеется еще одна семяпочка, сидящая открыто на рыльце. В обеих этих семяпочках (рис. 2 и 3) видны многоклеточный зародыш и ядерный эндосперм. На рис. 1 виден и второй тип уклонений, а именно изменение типа семяпочки — наряду с типичной для шелковицы гемитропной семяпочкой сформировалась анатропная семяпочка. В. Х. Тутаюк отмечает, что разные типы семяпочек могут встречаться даже в пределах одной завязи, что имело место и в нашем материале.

Таким образом, мы обнаружили три аномалии у шелковицы сорта 'Таджикская бессемянная': 1) наличие недоразвитого заднего плодолистика в виде пустого гнезда; 2) заложение семяпочки открыто на лопасти рыльца; 3) изменение типа семяпочки.

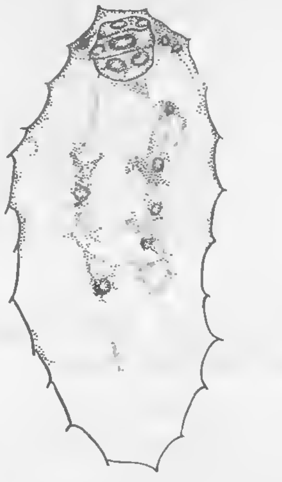


Рис. 2. Зародышевый мешок. Многоклеточный зародыш и ядерный эндосперм, деталь к рис. 1, *А*. Увел. 700.

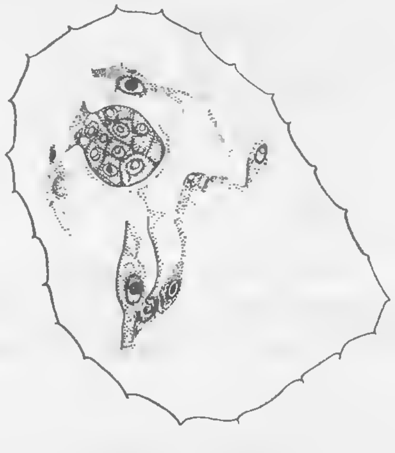


Рис. 3. Зародышевый мешок. Многоклеточный зародыш и ядерный эндосперм, деталь к рис. 1, *Б*. Увел. 700.

Литература

Гребинская М. И. (1958). Местный сорт шелковицы 'Таджикская бессемянная.' Бюлл. научно-техн. информ., № 2—3. — Козо-Полянский Б. М. (1936). Уродства у растений. БСЭ, 56. — Козо-Полянский Б. М. (1937). Тератология цветка и новые вопросы его селекции. Сов. бот., 6. — Комаров В. Л. (1940). Учение о виде у растений. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тутаюк В. Х. (1952). Анатомо-морфологический анализ махровости покрытосеменных растений. Тр. БИНа, сер. 7, 2. — Федоров Ал. А. (1958). Тератология и формообразование у растений. Комаровские чтения, XI.

Ташкентский
государственный университет
им. В. И. Ленина.

(Получено 22 X 1964).

УДК 576.312.3 : 582.5/.9

В. Г. Гриф

НОВЫЕ ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Интенсивное накопление новых данных по кариологии, происходящее в настоящее время, приобретает все большее значение при решении ряда вопросов систематики. Поэтому объем литературы, посвященной новым числам хромосом у растений, увеличивается с каждым годом.

В данном кратком сообщении приводятся новые данные, полученные нами по числам хромосом у 16 видов цветковых растений. Большинство видов, для которых нами были определены числа хромосом, получены от Ботанического сада Кабардино-Балкарского университета. Определение видов проведено А. И. Галушко.

Хромосомные числа определялись в корешках проростков как на давленых препаратах, приготовленных по методике, предложенной Баталья (Battaglia, 1957), с дальнейшим заключением в бальзам, так и на постоянных препаратах с проводкой через парафин. В последнем случае материал фиксировался по Навашину (10 : 4 : 1) и окрашивался гематоксилином Гейденгайна.

Результаты исследования представлены в таблице.

Числа хромосом у изучавшихся цветковых растений

Вид	2*n*	Происхождение материала
Buxaceae		
Buxus colchica Pojark.	28	Кавказ, поселок оз. Рица, 800 м над ур. м.
Caryophyllaceae		
Dianthus petraeus M. B. non Waldst. et Kit. (=*D. cretaceus* Adans. ex Weber et Mohr)	30	Кавказ, долина р. Баксан, 1560 м.
D. pseudoarmeria M. B.	30	Кавказ, склоны горы Бештау, 700 м.
D. ruprechtti Schischk.	30	Кавказ, сконы горы Эльбрус, 2100 м.
Compositae		
Antennaria caucasica Boriss.	28	Кавказ, склоны горы Эльбрус, 3000 м.
Erigeron orientalis Boiss.	18	Кавказ, долина р. Баксан, 2100 м.
Jurinea arachnoidea Bge.	36	Армения, 2100 м.
Jurinella moschus (Habl.) Bobr.	36	Кавказ, склоны горы Эльбрус, 3150 м.
Telekia speciosa (Schreb.) Baumg. (=*Buphthalmum speciosum* Schreb.)	20	Кавказ, близ с. Лескен, 500 м.
Gramineae		
Bromus severtzovii Rgl.	28	Тянь-Шань, Предгорье Таласского Алатау.
Eremopoa oxyglumis (Boiss.) Roshev.	14	Тянь-Шань, заповедник Аксу-Джабаглы.
Eriochloa succincta (Trin.) Kunth	36	Кавказ, долина р. Куры у г. Сальяны.
Leucopoa olgae (Rgl.) V. Krecz. et Bobr.	28	Тадж. ССР, перевал Анзоб, 3300 м.
Melica transsilvanica Schur	18	Кавказ, склоны горы Эльбрус, 2100 м.
Poa bucharica Roshev	14	Тадж. ССР, перевал Анзоб, 3300 м.
Labiatae		
Phlomis caucasica Rech. f. (=*P. orientalis* auct. fl. Cauc.)	20	Армения, 1600 м над ур. м.

У большинства видов, приведенных в таблице, числа хромосом определены впервые. Исключением являются три вида: *Dianthus pseudoarmeria* M. B., *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg. и *Melica transsilvanica* Schur. Число хромосом у *Dianthus pseudoarmeria* $2n=30$ определил Gentscheff (1937 г.) в Болгарии (цит. по: Tischler, 1938). У *Telekia speciosa* по материалу, собранному в Италии и определенному как *Buphthalmum speciosum* Schreb., впервые число хромосом $2n=20$ установил Тонджиорджи (Tongiorgi, 1935). Число $2n=18$ для *Melica transsilvanica* по материалам Королевского ботанического сада в Кью сообщено Сингом и Годвардом (Singh a. Godward, 1963).

Следует отметить, что у *Eremopoa oxyglumis* (Boiss.) Roshev., собранном Н. Н. Цвелевым в заповеднике Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау), нами определено число $=2n=14$ (диплоид), в то время как А. П. Соколовская и О. С. Стрелкова (1939) у этого же вида, собранного на Памире, обнаружили $2n=42$ (гексаплоид). Можно предполагать, что это два разных вида, так как они отличаются ареалами. *Eremopoa oxyglumis* с $2n=42$ является альпийским высокогорным растением, тогда как исследованный нами *E. oxyglumis* с $2n=14$ произрастает в нижнем поясе гор.

Интересно отметить, что у *Dianthus petraeus* M. B. нами обнаружено $2n=30$, в то время как у *D. petraeus* Waldst. et Kit. Роведер (Rohweder, 1934) и другие авторы нашли $2n=60$, а Ишии (Ishii, 1930) обнаружил даже $2n=90$. Таким образом, цитологические данные подтверждают различия видов *Dianthus petraeus* в понимании Маршалла Биберштейна и в понимании Вальдштейна и Китайбела.

Литература

Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1939). Географическое распределение полиплоидов. V. Исследование растительности Памира. Учен. зап. ЛГУ, 35, 9 : 42—64. — Battaglia E. (1957). A new «5-minutes-fixation» in chromosome analysis. Caryologia, 9, 2 : 368—370. — Darlington C. D. a. A. P. Wylie. (1955). Chromosome Atlas of Flowering Plants. — Ishii T. (1930). Chromosome studies in *Dianthus*. I. Cytologia, I, 3 : 335—339. — Rohweder H. (1934). Beiträge zur Systematik und Phylogenie des Genus *Dianthus*. Bot. Jahrb., 66 : 249—368. — Singh D. N. a. M. B. E. Godward. (1963). Cytological studies in the *Gramineae* (II). Heredity, 18, 4 : 538—540. — Tischler G. (1938). Pflanzliche Chromosomenzahlen, IV. Tabulae Biolog., 16, 3 : 162—218. — Tongiorgi E. (1935). Un primo contributo alla cariologia delle *Inuleae*. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 42, 1 : 261—262.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 XII 1964).

УДК 581.43 : 581.526.53 (574.13)

И. О. Байтулин

КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ НЕКОТОРЫХ ДОМИНАНТОВ ПУСТЫННЫХ ГРУППИРОВОК ЭМБЕНСКОГО ПЛАТО

С 1 рисунком

Доминанты, господствуя в растительном покрове, определяют специфику сложения, а в конечном итоге и производительность каждого фитоценоза. Глубокое изучение биологических свойств доминантов растительного покрова необходимо для понимания сложных взаимоотношений как аутоэкологического, так и синбиотического порядка. При этом большое значение имеет изучение особенностей развития корневых систем доминантов на почвах, не одинаковых по механическому составу, генезису и гидрологическому режиму.

Летом 1962 г. на территории Актюбинской опытной станции кормов и пастбищ, на юго-восточной части Эмбенского (Подуральского) плато близ железнодорожной станции Джурун, нами проводилось изучение корневых систем ряда культурных растений и некоторых доминантов пустынных группировок: *Artemisia lercheana* Web. ex Stechm., *A. pauciflora* Web., *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth.[1]

Район исследования относится к подзоне северной полынной пустыни, с доминированием на плакорных равнинах типчаково-белополынной (ass. Artemisia lercheana—Festuca sulcata) группировки в комплексе с чернополынными пятнами на солонцах со значительным участием *Anabasis salsa* и *Atriplex cana* и ярко выраженным свойством цикличности (в понимании Н. В. Павлова, 1948).

Подробное описание растительного покрова Джуруно-Темирских пустынных степей и история их исследования приводятся в работах Н. И. Суворова (1953, 1955).

Климат резко континентальный. Средняя температура января и февраля —14 и —17°, абсолютный минимум достигает —42, —44°. Средняя температура июля +20, +24°, а абсолютный максимум достигает 42—44° выше нуля. Годовая сумма осадков 200—225 мм, из них за период с температурой выше 10° выпадает не более 100—125 мм («Агроклиматический справочник по Актюбинской области», 1960).

Корневая система *Artemisia lercheana* (см. рисунок, *а*) изучалась в белополынно-типчаковой ассоциации (ass. Festuca sulcata—Artemisia lercheana) на плакорной равнине. Приводим описание ассоциации и характеристику почвенного покрова. Проективное покрытие почвы 50%. Описание сделано 25 июля 1962 г. (табл. 1).

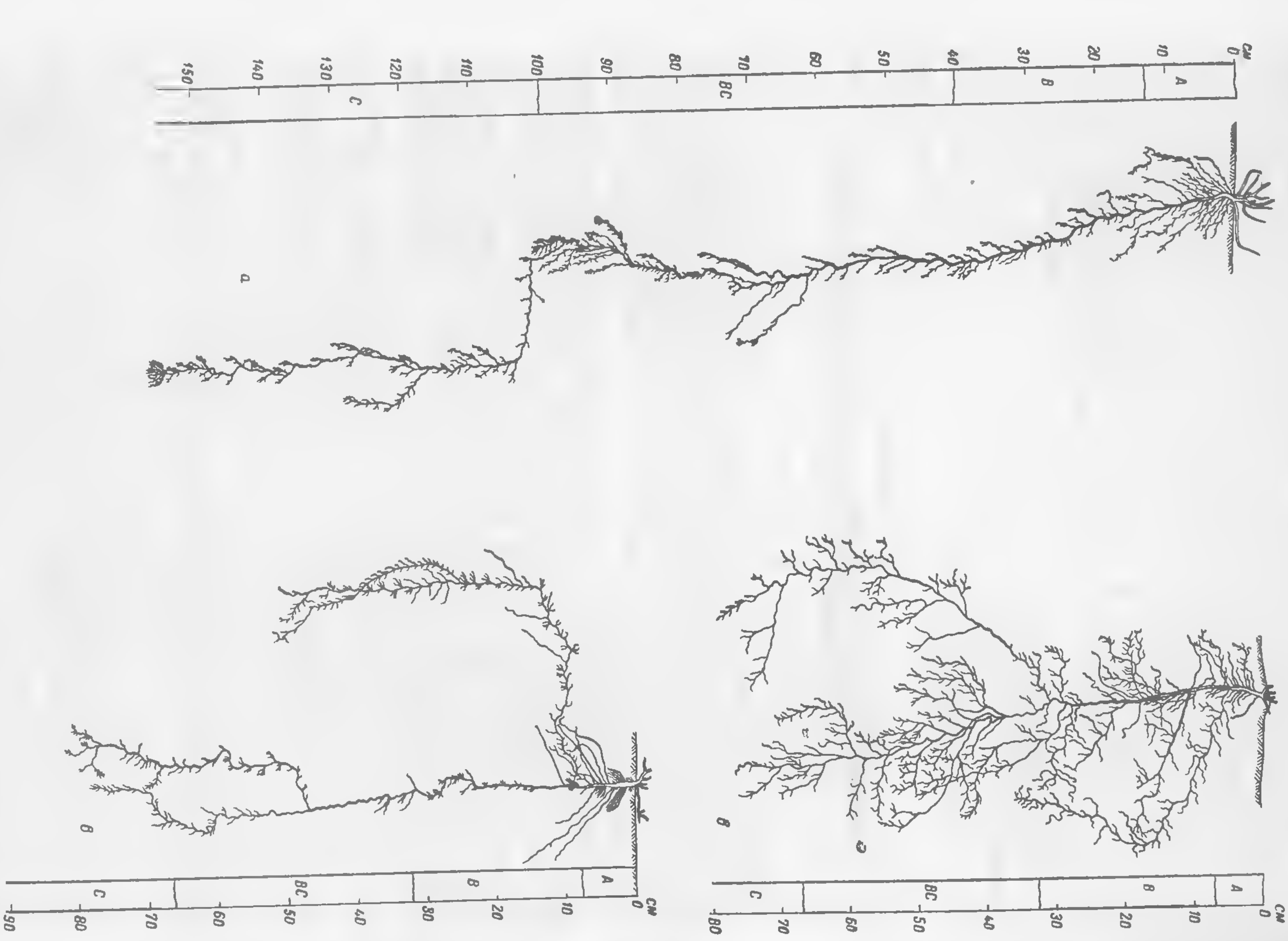
ТАБЛИЦА 1

Белополынно-типчаковая ассоциация на участке Актюбинской опытной станции

Растения	Обилие по Друде	Высота (в см)	Фено-фаза	Жизне-способ-ность
Festuca sulcata	$cop._3$	60	Осып.	4
Artemisia lercheana	$cop._2$	30	Бут.	4
Achillea millefolium	sol.	60	Осып.	4
Pyrethrum achilleifolium	sol.	30	Осып.	3

---

[1] В работе принимали участие студенты биологического факультета Казахского государственного университета Б. Нарбаев и Н. Мухитдинов, которым автор выражает свою глубокую благодарность.



Корневая система *Artemisia lercheana* Web. ex Stechm. на среднесуглинистой каштановой солонцеватой почве, 25 VII 1962 (*a*); корневая система *Artemisia pauciflora* Web. на глинистом лугово-степном солончаковатом мелкостолбчатом солонце, 17 VII 1962 (*б*); корневая система *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth. на глинистом, лугово-степном солончаковатом мелкостолбчатом солонце, 20 VII 1962 (*в*).

ТАБЛИЦА 2

Механический состав почвы на участке белополынно-типчаковой ассоциации (Актюбинская опытная станция, 25 VII 1962)

Почва	Глубина (в см)	Скелет (в %)	Процентное соотношение частиц						
			песок (в мм)		пыль (в мм)		ил (в мм)		глина (в мм)
			1—0.25	0.25—0.05	0.05—0.01	0.01—0.005	0.005—0.001	<0.001	<0.01
Лугово-степной солончаковатый мелко-столбчатый солонец.	0—7	Нет	0.27	15.33	24.00	11.76	21.92	26.72	60.40
	10—20	»	0.20	13.56	27.84	6.88	16.88	34.64	58.40
	35—45	»	Нет	11.36	34.16	8.08	18.64	27.76	54.48
	60—70	»	0.33	18.31	29.28	5.12	13.20	33.76	52.08
	105—115	2.86	0.42	16.29	29.84	4.12	10.21	36.26	50.59
Каштановая солонцеватая.	0—10	Нет	1.67	31.29	26.16	10.24	14.80	15.84	40.88
	10—20	»	1.31	28.93	20.32	11.56	19.32	18.56	49.44
	30—40	»	4.15	35.61	15.00	5.04	12.08	28.12	45.24
	60—70	»	2.90	38.06	20.60	4.56	11.76	22.12	38.44
	120—130	»	2.32	38.24	19.80	3.00	13.40	23.24	39.64

ТАБЛИЦА 3

Состав поглощенных оснований в почве

Почва	Глубина (в см)	Ca		Mg		Na		K		Сумма поглощенных оснований в мэкв. на 100 г почвы
		в мэкв. на 100 г почвы	в %	в мэкв. на 100 г почвы	в %	в мэкв. на 100 г почвы	в %	в мэкв. на 100 г почвы	в %	
Лугово-степной солончаковатый мелкостолбчатый солонец.	0—10	31.82	80.7	4.55	11.52	2.74	6.97	0.32	0.81	39.43
	10—20	18.18	50.74	4.55	12.7	13.00	36.28	0.10	0.28	35.83
	35—45	Не определен.		Не определен.		15.56	Не определен.	0.10	Не определен.	Не определен.
Каштановая солонцеватая.	0—10	22.73	58.35	13.64	35.01	2.38	6.1	0.21	0.54	38.96
	10—20	18.18	62.83	9.09	31.44	0.23	0.79	1.43	4.94	28.93
	30—40	36.36	85.17	4.55	10.66	0.35	0.82	1.43	3.35	42.69

ТАБЛИЦА 4

Состав водорастворимых веществ в почве

Глубина (в см)	pH водный	Плотный остаток (в %)	Части щелочности		Общая щелочность		Cl′		SO$_4$″		Ca˙˙		Mg˙˙		Na˙˙	
			в мэкв. на 100 г почвы	в %	в мэкв. на 100 г почвы	в %	в мэкв. на 100 г почвы	в %	в мэкв. на 100 г почвы	в %	в мэкв. на 100 г почвы	в %	в мэкв. на 100 г почвы	в %	в мэкв. на 100 г почвы	в %
Лугово-степной солончаковатый мелкостолбчатый солонец																
0—10	7.2	0.144	Нет	Нет	1.067	0.065	0.327	0.012	0.068	0.004	0.279	0.006	0.047	0.001	1.136	0.026
10—20	7.8	0.466	»	»	3.000	0.183	2.515	0.089	0.744	0.036	1.116	0.022	0.047	0.001	5.096	0.117
35—45	6.9	2.102	»	»	1.000	0.061	4.409	0.157	21.395	1.048	11.162	0.223	0.047	0.001	15.595	0.359
60—70	6.9	2.421	»	»	0.880	0.049	5.552	0.197	24.650	1.208	11.348	0.227	0.140	0.002	19.514	0.448
105—115	7.5	0.822	»	»	0.733	0.044	3.005	0.107	6.511	0.319	1.907	0.038	0.068	0.001	8.274	0.190
Каштановая солонцеватая почва																
0—10	7.2	0.087	Нет	Нет	0.800	0.049	0.049	0.131	0.047	0.002	0.372	0.007	0.047	0.001	0.559	0.013
10—20	6.9	0.127	»	»	0.667	0.040	0.040	0.947	Нет	Нет	0.465	0.009	0.093	0.001	1.056	0.024
30—40	7.0	0.072	»	»	0.600	0.037	0.037	0.163	0.047	0.002	0.419	0.008	0.068	0.001	0.323	0.007
60—70	7.5	0.062	»	»	0.733	0.044	0.044	0.147	Нет	Нет	0.396	0.008	0.786	0.002	0.398	0.007
120—130	7.2	1.246	»	»	0.467	0.028	0.028	0.196	15.813	0.774	13.116	0.262	1.953	0.023	1.407	0.032

Почва каштановая, солонцеватая, средне-суглинистая. Механический состав показан в табл. 2, а состав поглощенных оснований — в табл. 3. Уровень вскипания от 10% HCl — 40 см.

A $\frac{0-13}{13\text{ см}}$ — серый, среднесуглинистый, уплотненный, комковато-пылеватый, переход в следующий горизонт постепенный.

A $\frac{13-40}{27\text{ см}}$ — коричнево-бурый, тяжелосуглинистый, плотный, комковато-ореховатый, имеются продольные трещины — признаки столбчатости, но при сдавливании распадаются на мелкие комочки. Переход резкий.

BC $\frac{40-100}{60\text{ см}}$ — серовато-белесый от скопления карбонатов (сплошные, местами в виде белоглазки), среднесуглинистый, глыбисто-комковатый, ореховатый, очень плотный, переход ясный.

C $\frac{100-130}{30\text{ см}}$ — зеленовато-серый, среднесуглинистый, глубже переходит в песок, плотный глыбисто-призматический, по всему профилю встречаются кристаллы гипса, а с глубины 120 см — ржавые пятна.

Скопление водорастворимых солей на этом участке начинается с глубины 120—130 см. Но повышенное содержание ионов хлора и натрия наблюдается и в подэлювиальном слое (10—20 см). Общая щелочность невысокая (табл. 4).

У *Artemisia lercheana* в июле и августе побеги были хорошо облиствены и не наблюдалось такого сильного осыпания листьев, как это имеет место у многих других пустынных полыней. Стержневой корень у взрослых особей этой полыни достигает довольно сильного развития, углубляясь в почву до 150—160 см.

У белой полыни, произрастающей на солонцеватой каштановой почве (ass. Festuca sulcata—Pyrethrum achilleifolium) Малоузенского стационара (Саратовская область), судя по рисункам в работе М. В. Шиховой (1940), корни белой полыни проникают до глубины 135 см. Т. И. Голомедова (1959), откопав корни белой полыни в Астраханских полупустынях до глубины 100 см, не обнаружила корневых окончаний.

В приповерхностном слое почвы, до глубины 10—12 см, преимущественно в элювиальном горизонте, от базальной части стержневого корня полыни, идущего отвесно вниз, отходят густо расположенные боковые корни длиной до 20 см, на которых в свою очередь образуются корни третьего (длиной 1—2 см) и четвертого (длиной 0.1—0.5 см) порядков.

В пределах иллювиального горизонта (B) и в верхней части переходного горизонта BC корневая система ветвится очень слабо. Боковые корни здесь короткие (1—5 см) и образуются они в значительно меньшем количестве.

Чрезмерно слабое ветвление корневой системы в этом горизонте связано с неблагоприятными физическими свойствами, высоким содержанием NaCl в самой верхней части этого горизонта (табл. 4), а также с сильной уплотненностью.

Приблизительно с глубины 60—70 см ветвление корней заметно усиливается, чаще появляются более крупные боковые корни длиной до 15—20 см, на которых в свою очередь образуются корни III (длиной 1—2 см), а изредка и IV порядков (длиной не более 0.5 см).

Таким образом, у белой полыни имеются два яруса ветвления корней, первый из них связан с гумусовым горизонтом, а второй с нижними почвенными горизонтами, относительно долго сохраняющими влагу, и материнской породой. Как отмечалось Ж. Ж. Жатканбаевым (1960), в условиях Центрального Казахстана увлажненность почвы повышается с глубины 40 см вплоть до 140 см.

В засушливых условиях Центрального Казахстана, как показывают данные Жатканбаева (1960), в белополынно-ковылковом (ass. Stipa lessingiana—Artemisia lercheana) и в белополынно-тырсиковом (Stipa sareptana—Artemisia lercheana) сообществах белая полынь имеет более высокую интенсивность транспирации и максимальную величину расхода воды, чем другие компоненты (*Stipa lessingiana*, *S. sareptana*, *Festuca sulcata*, *Kochia prostrata*). Это связано, по-видимому, не только с более высоким количеством продуцируемой массы, как полагает автор, но и с более глубоким проникновением корневой системы *Artemisia lercheana* и с лучшим водообеспечением ее.

Корневая система *Artemisia pauciflora* изучалась в биюргуново-чернополынной ассоциации (ass. Artemisia pauciflora—Anabasis salsa), тоже на плакорной равнине. Проективное покрытие почвы 45%. Описание сделано 17 июля 1962 г. (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Биюргуново-чернополынная ассоциация на участке Актюбинской опытной станции

Растения	Обилие по Друде	Высота (в см)	Фенофаза	Жизненность
Artemisia pauciflora	soc.	30	Бут.	4
Anabasis salsa	cop.$_2$	13	Цв.	3
Festuca sulcata	cop.$_1$	20	Осып.	3
Echinopsilon sedoides	sp.	18	Бут.	4
Kochia prostrata	sol.	20	Бут.	4
Salsola foliosa	sol.	28	Цв.	4

Почва — мелкостолбчатый, лугово-степной солончаковатый солонец, глинистый, карбонатный. Вскипание с 10% HCl с поверхности.

А $\frac{0-7}{7\ см}$ — серый, глинистый, уплотненный, пороховато-пылеватый со слабыми трещинами, которые увеличиваются по мере перехода в следующий горизонт, переход постепенный.

В $\frac{7-32}{25\ см}$ — серый, тяжелосуглинистый, с глубокими продольными трещинами и ясно выраженными столбами, глыбисто-ореховатый, распадающийся на столбчатые глыбы, переход ясный.

ВС $\frac{32-67}{35\ см}$ — серо-белесый от скопления сульфатов в виде кристаллов. Наблюдается вымывание продуктов верхнего солонцового горизонта. Тяжелосуглинистый, сильно уплотненный, ореховато-глыбистый, трещиноватый, переход ясный.

С $\frac{67-115}{48\ см}$ — желтовато-зеленоватый, тяжелосуглинистый, со скоплением ржавых пятен, с глубины 90 см встречаются скопления гипса, комковато-глыбистый, плотный.

Состав поглощенных оснований в почве (табл. 3) подтверждает, что это типичный злостный солонец, причем наблюдается прогрессирующее сульфатно-хлоридное засоление. В солонцовом горизонте сильно повышена общая щелочность, что также подтверждает принадлежность этой почвы к солонцу (табл. 4). В почвенном профиле наблюдается миграция коллоидов в солонцовый горизонт, о чем свидетельствует некоторое увеличение гумуса в солонцовом горизонте (табл. 6) и повышенное содержание в нем илистой фракции (табл. 2).

ТАБЛИЦА 6

Химический состав почвы с чернополынной и белополынной ассоциациями

Почва	Глубина (в см)	Общий гумус (в %)	Общий азот	Отношение C : N	Общий фосфор (в %)	Углекислота (в %)	В мг на 100 г почвы (подвижные формы)		
							N	P	K
Лугово-степной солончаковатый мелкостолбчатый солонец подчернополынной ассоциацией	0—10	1.42	0.340	2.42	0.080	0.87	7.7	3.7	8.5
	10—20	1.54	0.291	3.07	0.130	1.57	7.98	3.27	8.3
	35—45	0.97	Не определен	—	0.100	1.43	Не определен		
	60—70	0.64	То же	—	Не определен	2.23	»		»
						2.28	»		»
	105—115	0.17	»	—	То же				
Каштановая солонцеватая под белополынной ассоциацией	0—10	2.42	0.262	4.96	0.134	Нет	6.89	5.58	3.4
	10—20	2.20	0.274	4.66	0.110	»	6.58	4.48	33.6
	30—40	1.47	0.332	2.56	0.116	0.25	Не определен		
	60—70	0.68	Не определен	—	Не определен	4.82	»		»
	120—130	0.47	То же	—	То же	3.72	»		»

В подсолонцовом горизонте (с глубины 35—45 см) резко увеличивается содержание воднорастворимых солей, в особенности хлоридов и сульфатов; особенно высоко содержание этих солей с глубины 60—70 см (табл. 4).

Корневая система черной полыни была охарактеризована А. М. Швыряевой (1939) как короткостержневая. Одревесневающий стержневой корень в базальной его части покрыт мочалистой корой и способен к партикуляции, хотя последняя не является для черной полыни формой вегетативного размножения (Гордеева, 1957).

Как показали обстоятельные исследования Т. К. Гордеевой (1957) на Джаныбекском стационаре АН СССР, характер развития корневой системы полыни сильно меняется в связи с почвенными условиями. На солончаковом солонце корни черной полыни проникают в почву всего лишь до глубины 34 см, на рассолоняющемся солонце — до 50 см и на светлокаштановых солонцеватых почвах — до 82 см.

По нашим наблюдениям, в биюргуново-чернополынной ассоциации на лугово-степном солончаковатом мелкостолбчатом солонце корневая система черной полыни проникает в почву на глубину до 80 см.

В верхнем горизонте (0—8 см) боковые корни у черной полыни развиты слабо, длина их не превышает 8—10 см, ветвление их идет до образования корней III порядка, длиной не более 0.3—0.5 см. Очень сильно развиты боковые корни в солонцовом горизонте (В) и в переходном от солонцового горизонта к материнской породе. Здесь длина отдельных крупных боковых корней достигает 40—50 см и ветвление идет до образования корней V порядка, длиной до 1 см. Длина корней III порядка достигает 15—17 см, а IV — до 7 см.

Интенсивное ветвление корней черной полыни в солонцовом горизонте отмечалось Гордеевой (1957). Эти факты противоречат утверждению некоторых исследователей (Попович, 1937, и др.), что уплотненный горизонт столбчатых солонцов и сильно солонцеватых каштановых почв препятствует развитию корней черной полыни.

Рядом с черной полынью (на расстоянии 25 см от нее) была изучена корневая система *Anabasis salsa*. Б. С. Закржевский и Е. П. Коровин (1935) отмечали (в Бетпак-Дала) у биюргуна стержневую корневую систему. По наблюдениям М. С. Шалыта (1952), с возрастом и под действием весеннего подъема сильно засоленных грунтовых вод происходит отмирание стержневого корня и замена его боковыми. Постепенно основание стебля втягивается в почву (до глубины 7 см) и от булавовидно-расширенного основания его веерообразно расходятся многочисленные толстые корни, проникающие в почву до глубины 57—58 см.

По нашим же наблюдениям, у биюргуна стержневой корень хорошо сохраняется и во взрослом состоянии и проникает в почву на 5—6 см глубже (до 85 см), чем у черной полыни. Но зато степень ветвления корневой системы биюргуна слабее за счет гораздо меньшего числа боковых корней. Степень ветвления корней биюргуна тоже доходит до образования корней V порядка. Но корни высших порядков значительно короче, чем у черной полыни.

В табл. 7 приведены данные о накоплении корневой массы и суммарной длине корней в определенном объеме почвы по слоям. Распределение массы корней по слоям почвы до глубины 30 см почти одинаково в белополынно-типчаковой и биюргуново-чернополынной ассоциациях. Затем в биюргуново-чернополынной ассоциации происходит резкое уменьшение массы корней, а в белополынно-типчаковой ассоциации снижение массы корней по мере углубления происходит более равномерно.

ТАБЛИЦА 7

Масса (в ц/га) и суммарная длина корней (в см на 100 куб. см почвы) под разными фитоценозами

Глубина слоя (в см)	Белополынно-типчаковая ассоциация				Биюргуново-чернополыннная ассоциация			
	воздушно-сухой вес		суммарная длина		воздушно-сухой вес		суммарная длина	
	(в ц)	(в %)	(в см)	(в %)	(в ц)	(в %)	(в см)	(в %)
0—10	36.99	100	347.6	100	44.74	100	658.6	100
10—20	18.50	50.1	244.8	70.7	15.03	33.59	334.4	50.62
20—30	13.87	37.4	158.6	45.6	12.13	27.4	296.5	45.02
30—40	9.22	24.9	126.2	36.3	2.76	6.16	164.1	24.90
40—50	10.40	25.1	126.2	36.3	1.62	3.62	127.6	19.38
50—60	6.93	18.7	100.1	28.7	1.15	2.57	72.4	10.99
60—70	5.78	15.6	76.9	22.1	0.14	0.31	40	6.06
70—80	8.00	21.6	57.3	16.4	0.03	0.06	13.3	2.01
80—90	4.62	12.5	50.3	14.7	—	—	3.4	0.51
90—100	5.78	15.6	38.9	11.1	—	—	—	—
100—110	2.89	7.8	42.4	12	—	—	—	—
110—120	2.08	5.3	24.1	7.7	—	—	—	—
120—130	1.27	3.4	20.6	5.9	—	—	—	—
130—140	0.14	0.38	26.7	7.3	—	—	—	—
140—150	0.03	0.08	4.3	1.2	—	—	—	—

По массе корней нельзя судить о степени их ветвления и величине пронизанности ими почвы. До глубины 40 см суммарная длина корней в определенном объеме почвы в биюргуново-чернополынной ассоциации значительно больше, чем в белополынно-типчаковой ассоциации; с глубины 50 см, в связи с повышением содержания воднорастворимых солей (табл. 4), ослабляется степень ветвления корней черной полыни (рисунок, *б*) и биюргуна (*в*) и резко уменьшается суммарная длина корней в определенном объеме почвы. А в белополынно-типчаковой ассоциации уменьшение суммарной длины корней по мере углубления протекает сравнительно равномерно (табл. 7).

На мелкостолбчатом лугово-степном солончаковатом солонце корневые системы черной полыни и биюргуна проникают до зоны обильного скопления воднорастворимых солей в подсолонцовом горизонте. Дальнейшему проникновению корней в глубь почвы препятствует обильное скопление воднорастворимых солей, в составе которых высоко содержание хлористых солей (табл. 4). В условиях изоосмотических растворов, как показали опыты А. М. Смирнова, Б. П. Строганова и Н. И. Шевяковой (1960) с культурой изолированных корней, хлористый натрий действует токсически и вызывает отмирание корней растений.

По данным В. Г. Катышевцовой (1961), на солонцах Целиноградской и Карагандинской областей интенсивность транспирации черной полыни в пустынном стационаре была более высокой (0.36—5.58 г на 1 г сырого веса в час), чем на пустынно-степном (0.18—0.14) и степном (0.24—1.14) стационарах.

Неглубокое проникновение корней в почву, недостаток влаги в активном горизонте почвы (горизонте сосредоточения основной массы корней) в период летней засухи и быстрая потеря воды в листьях благодаря интенсивной транспирации вызывают у черной полыни сбрасывание листьев и депрессию развития. По определениям Л. В. Климочкиной (1948), в Центральном Казахстане с началом летней засухи интенсивность транспирации и суточная амплитуда ее колебания у черной полыни сильно уменьшаются, растение переходит в состояние летнего покоя.

Совершенно по-иному протекают жизненные процессы у *Anabasis salsa* — галофитного полукустарника суккулентного типа. Как было установлено экспериментальным путем Н. А. Максимовым (1916), Huber (1924), Walter (1926), а затем подтверждено И. Е. Знаменским (1948) и другими, суккуленты характеризуются вообще малыми величинами интенсивности транспирации.

Непосредственными определениями Климочкиной (1948) было выяснено, что интенсивность транспирации у суккулентов очень низкая, с небольшими суточными колебаниями. Сезонные изменения содержания воды в ассимилирующих органах у биюргуна тоже малы (водный дефицит к концу лета составляет 25%), они значительно меньше, чем у черной полыни (соответственно 57%). При таком экономном расходовании воды, несмотря на неглубокое проникновение корневой системы на мелкостолбчатом лугово-степном солончаковатом солонце, у биюргуна не наблюдается столь сильной летней депрессии в развитии, как у черной полыни. Незначительно выражена летняя депрессия в развитии и у белой полыни, корневая система которой проникает глубоко и сравнительно хорошо снабжает надземные побеги водой.

На примере черной полыни и биюргуна, произрастающих в одних и тех же почвенно-климатических условиях, отчетливо видны различия в реакции организмов на одинаковые воздействия внешней среды. Это свидетельствует о важной роли внутренних свойств самого организма во взаимоотношениях его с условиями местообитания.

Изучение характера развития корневых систем растений естественных фитоценозов на фоне определенного почвенного покрова и гидрологического режима почв дает возможность высказать некоторые соображения и в отношении путей земледельческого освоения этих почв.

К сожалению, до сих пор многие исследователи обращали свое внимание главным образом на неблагоприятные физические свойства солонцового горизонта, но не учитывали или мало обращали внимания на весьма неблагоприятные воздействия на рост и развитие растений обильных скоплений воднорастворимых солей в подсолонцовом горизонте.

Большим злом на почвах солонцового ряда является не столько уплотненный солонцовый горизонт, сколько зона обильного скопления воднорастворимых солей в подсолонцовом горизонте, ограничивающая проникновение корней растений в более глубокие горизонты, с наличием постоянной влаги и ухудшающая водообеспечение растений. Поэтому мелиоративные работы при освоении солонцов должны быть направлены не только на разрушение солонцового горизонта, а главным образом на быстрейшую промывку обильных скоплений солей в подсолонцовом горизонте.

Как видно из приведенных данных, даже у таких солонцеустойчивых растений, как черная полынь и биюргун, корневые системы испытывают токсическое действие солей и не в состоянии преодолеть зону скопления воднорастворимых солей в подсолонцовом горизонте.

Литература

Бейдеман И. Н. (1934). Краткий обзор корневых систем полупустынных растений. Тр. Азербайджанск. отд. Закавказск. фил. АН СССР, 5. — Белостоков Г. П. (1959). Материалы к изучению корневых систем растений полупустыни. Изв. АН Каз.ССР. сер. бот. и почв., I (4) : 56—72. — Голомедова Т. И. (1959). Строение подземных органов некоторых полупустынных растений. Бот. журн., 3 : 394—400. — Гордеева Т. К. (1957). К биологии полыни черной *Artemisia pauciflora* Web. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (геоботаника), 11 : 88—117. — Горшенин К. П. и Ю. Д. Добросмылова. (1929). Корневая система растительности на почвах солонцового комплекса. Тр. Сибирск. инст. с.-х. и лесовод., XII, 1. — Жаткамбаев Ж. Ж. (1960). Эколого-физиологическое изучение некоторых видов растений в условиях полупустынного климата Казахстана. Бот. журн., 11 : 1677—1681. — Закржевский Б. С. и Е. П. Коровин. (1935). Экологические особенности главнейших растений Бетпак-Дала. Тр. Среднеазиатск. гос. унив., сер. III, бот., 23 (результаты Бетпакдалинской экспедиции, 6). — Знаменский М. Е. (1948). Физиологическая и биохимическая характеристика ксерофитов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (эксперимент. бот.), 6 : 93—146. — Катышевцова В. Г. (1961). Транспирация растений-эдификаторов чернополынно-кокпековой ассоциации на солонцах Центрального Казахстана. В сб.: Материалы Казахстанской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение» : 184—189. — Климочкина Л. В. (1948). Водный режим пустынных растений Центрального Казахстана. Тр. бот. инст. АН СССР, сер. IV (эксперимент. бот.), 6 : 275—294. — Максимов Н. А. (1916). Опыт сравнительного изучения испарения у ксерофитов. Журн. Русск. бот. общ., 1 : 56—75. — Павлов Н. В. (1948). Ботаническая география СССР. — Попович Ф. Я. (1937). Корневая система растений солонцевато-солончакового комплекса Присивашья. Бот. журн., 5 : 435—450. — Смирнов А. М., Б. П. Строганов и Н. И. Шевякова. (1960). Использование метода культуры изолированных корней при изучении солеустойчивости растений. Тез. докл. конф. по физиолог. устойчивости растений (морозоустойчивость, засухоустойчивость и солеустойчивость) 3—7 марта 1959 гг.: 767—770. — Строганов Б. П. (1960). Современное состояние проблемы физиологии солеустойчивости растений и дальнейшие пути ее изучения. Тез. докл. конф. по физиолог. устойчивости растений (морозоустойчивость, засухоустойчивость, солеустойчивость) 3—7 марта 1959 г. : 609—625. — Суворов Н. И. (1953). Летнее выгорание пастбищной растительности в Джуруно-Темирских опустыненных степях. Уч. зап. Алма-Атинск. пед. инст., 5 : 3—46. — Суворов Н. И. (1955). Растительные смены на летних пастбищах в Джуруно-Темирских опустыненных степях. Уч. зап. Алма-Атинск. пед. инст., сер. естественно-географич., 7 : 3—31. — Шалыт М. С. (1952). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. II. Травянистые, полукустарниковые и кустарниковые растения и фитоценозы пустынной зоны. Тр. бот. инст. АН СССР, сер. 3 (геоботаника), VIII : 71—139. — Швыряева А. М. (1939). Эволюция растительного покрова темноцветных западин в двучленном комплексе. Сов. бот., 2. — Шихова М. В. (1940). Корневая система растительности солонцовых комплексов. Почвоведение, 12 : 3—19. — Huber H. (1924). Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanzen. Jahrb. wiss. Bot., 64 : 1—120. — Walter H. (1926). Die Anpassungen des Pflanzen an Wassermangel. Das Xerophytenproblem in kausalphysiologischer Betrachtung : 116.

Актюбинская опытная станция
кормов и пастбищ.

(Получено 12 VIII 1963).

УДК 582.725 : 581.4 : 581.84

Н. Т. Скворцова

К МОРФОЛОГИИ РОДА *HAMAMELIS* L.

С 2 таблицами рисунков

Род *Hamamelis* относится к очень интересному в теоретическом отношении семейству *Hamamelidaceae* из порядка *Hamamelidales*. Этот порядок, по мнению Галлира, Веттштейна, Гоби, Хатчинсона, Тахтаджяна и других, является связующим звеном между примитивным порядком *Magnoliales*, с одной стороны, и группой порядков сережкоцветных (*Amentiferae*) — с другой.

В семействе Гамамелидовых род гамамелис, по нашему мнению, является наиболее древним, так как он обладает наибольшим количеством примитивных признаков. Именно поэтому он привлек наше внимание.

Общие сведения о морфологии генеративных органов рода получены нами из сообщений зарубежной литературы (на русском языке они печатаются впервые). Сведения же о морфологии и анатомии вегетативных органов — оригинальные.[1]

В морфологическом отношении род *Hamamelis* является весьма неблагоприятным объектом исследования, так как виды его очень сходны по строению как репродуктивных, так и вегетативных органов. Кроме того, они часто гибридизируют друг с другом и дают формы, которые вносят еще бо́льшую путаницу в понимание объема вида. Ввиду этого важно подчеркнуть отличительные особенности видов рода гамамелис в связи с их географией.

В данной статье мы попытаемся дать характеристику 3 видам рода *Hamamelis*, произрастающим в разных районах земного шара: *H. japonica* Sieb. et Zucc. — родина Япония, *H. mollis* Oliv. — Китай и *H. virginiana* L. — Сев. Америка.

Общие сведения о роде

Род *Hamamelis* насчитывает 8 видов. В Сев. Америке произрастает 4 вида: *H. virginiana* L., *H. vernalis* Sarg., *H. communis* Barton и *H. mexicana* Standley. В Китае встречается 1 вид — *H. mollis* Oliv. В Японии — 3: *H. japonica* Sieb. et Zucc., *H. betchuensis* Makino и *H. megalophylla* Koidz.

Два вида являются гибридными. Это *H. intermedia* Rehd. (*H. japonica*×*H. mollis*) и *H. japollis* Lange (*H. japonica*×*H. mollis*).

Представители рода *Hamamelis* — кустарники или небольшие деревья с простыми очередными опадающими листьями; цветут ранней весной до распускания листьев;

---

[1] Автор приносит искреннюю благодарность своему учителю проф. А. А. Яценко-Хмелевскому и И. Ф. Сацыперовой за помощь в работе.

исключение составляет *H. mexicana*, который цветет в июле, и *H. virginiana*, цветение которого совпадает с листопадом (октябрь). Таким образом, цветение представителей рода гамамелис можно наблюдать в течение половины года, начиная с октября и кончая апрелем. Из-за столь необыкновенного цветения все виды рода часто культивируются в садах и парках. Соцветия головчатые, пазушные, располагающиеся на старых стволах (каулифлория); цветки двуполые (или функционально однополые; растения полигамные); чашечка глубоко 4 (5)-членная, лепестков 4 (5), они язычковые, в почке улиткообразно свернутые, от желтых до темно-красных. Фертильных тычинок 4, чередующихся с лепестками; пыльники интрорзные; 2-гнездные, раскрывающиеся двумя клапанами, прикрепленными адаксиально на связнике. Пыльцевые зерна 3-бороздные (Чжан Цзинь-тань, 1960). У *H. virginiana* пыльцевые зерна переживают длительный период покоя (Shoemaker, 1905; Flint, 1957), с октября до мая. Оплодотворение семезачатка происходит на 5—7-й месяц после опыления. Стаминодиев 4, короткие, супротивные лепесткам. Завязь более или менее погруженная в чашечку, 2-гнездная; в каждом гнезде 1 (2) анатропный свешивающийся семезачаток. Плоды — коробочки, в зрелом состоянии деревянистые, опадающие с остающейся трубкой чашечки. Семена продолговатые, черные, блестящие, на верхушке с белым рубчиком, окруженным светлой полосой. В каждом гнезде обычно по одному семени, семена разлетаются с силой при раскрывании плода.

Листья очередные, опадающие, цельные. Пластинка листа от яйцевидноокруглой до широкояйцевидной с неравнобоким основанием, с тупой или заостренной верхушкой. Боковых жилок 6—9 пар, расположенных очередно, отходящих от главной жилки под углом 20—50°, кончающихся в зубчиках. Жилкование перисто-краебежное.

Древесина без подразделения на ядро и заболонь. с розоватым оттенком. Годичные кольца слабо выражены.

Древесина рассеяннососудистая; сосуды многочисленные, распределены равномерно по всему годичному кольцу между сердцевинными лучами так, что образуют радиальные ряды; сосуды одиночные, реже они расположены парами (табл. I, *1*). Парные сосуды соединены радиальными или тангентальными стенками. Очертания просветов удлиненные в радиальном направлении, угловатые, неправильной формы или округлые.

Переход от ранней древесины к поздней и граница годичного слоя выражены слабо.

Сосуды одного типа, членики в среднем около 1000 μ длины, диаметры их очень малые, равные диаметру 1—2 клеток волокнистых трахеид; сосуды тонкостенные; клювы обычные, как короткие, так и длинные. Перфорации лестничные, расположены на боковых стенках, число перекладин 14—17. Они прямые, узкие, иногда сливаются друг с другом.

Поры на радиальных стенках сосудов встречаются очень редко; поровость лестничная или еще более редко очередная и супротивная (табл. I, *2*).

Основная масса древесины состоит из волокнистых трахеид с толстыми стенками. Полости волокон лишены содержимого. Поры волокнистых трахеид округлые, с хорошо выраженным окаймлением, сравнительно обильные, довольно крупные, в одном вертикальном ряду; внутренние отверстия пор вытянутые, иногда до границы окаймления.

Древесинная паренхима скудная, диффузная. Некоторые паренхимные клетки располагаются около сосудов. На тангентальном срезе в тяже древесинной паренхимы от 2 до 11 клеток.

Лучи многочисленные, только однорядные. Все лучи у́же диаметров сосудов, при встрече с сосудами не изгибаются; тангентальные стенки лучей прямые и косые, при переходе из одного годичного слоя в другой лучи не расширяются. На тангентальном срезе лучи асимметричные, только однорядные, палисадно-гетерогенные, более или менее линейные (табл. I, *3*). Высота лучей от 3 до 68 слоев. Клетки лучей трех типов: лежачие, стоячие и квадратные. Высота стоячих клеток луча в 1.5—2 раза превышает ширину. Стоячие клетки часто расположены на конце луча в виде однорядных более или менее длинных окончаний от 1 до 12 слоев или они вкраплены в основную массу клеток. На радиальном срезе квадратные, стоячие и лежачие клетки образуют отдельные слои. Длина лежачих клеток лучей в 2—6 раз превышает их высоту. Утолщения клеток луча довольно значительные.

Ярусность в древесине и кристаллы отсутствуют.

Таблица I

Анатомия древесины *Hamamelis japonica.*

1 — поперечный срез древесины; *2* — супротивная и очередная поровость на стенке сосуда; *3* — однорядные лучи; *4* — перфорационные пластинки в одном горизонтальном ряду; *5* — лестничные поры на стенках длинных клювов сосудов; *6* — линейные поры между сосудами и стоячими клетками луча.

Таблица II

1—3 — Hamamelis japonica: *1* — лист; *2* — верхняя эпидерма; *3* — нижняя эпидерма; *4—6 — H. mollis*: *4* — лист; *5* — верхняя эпидерма; *6* — нижняя эпидерма.

ТАБЛИЦА I

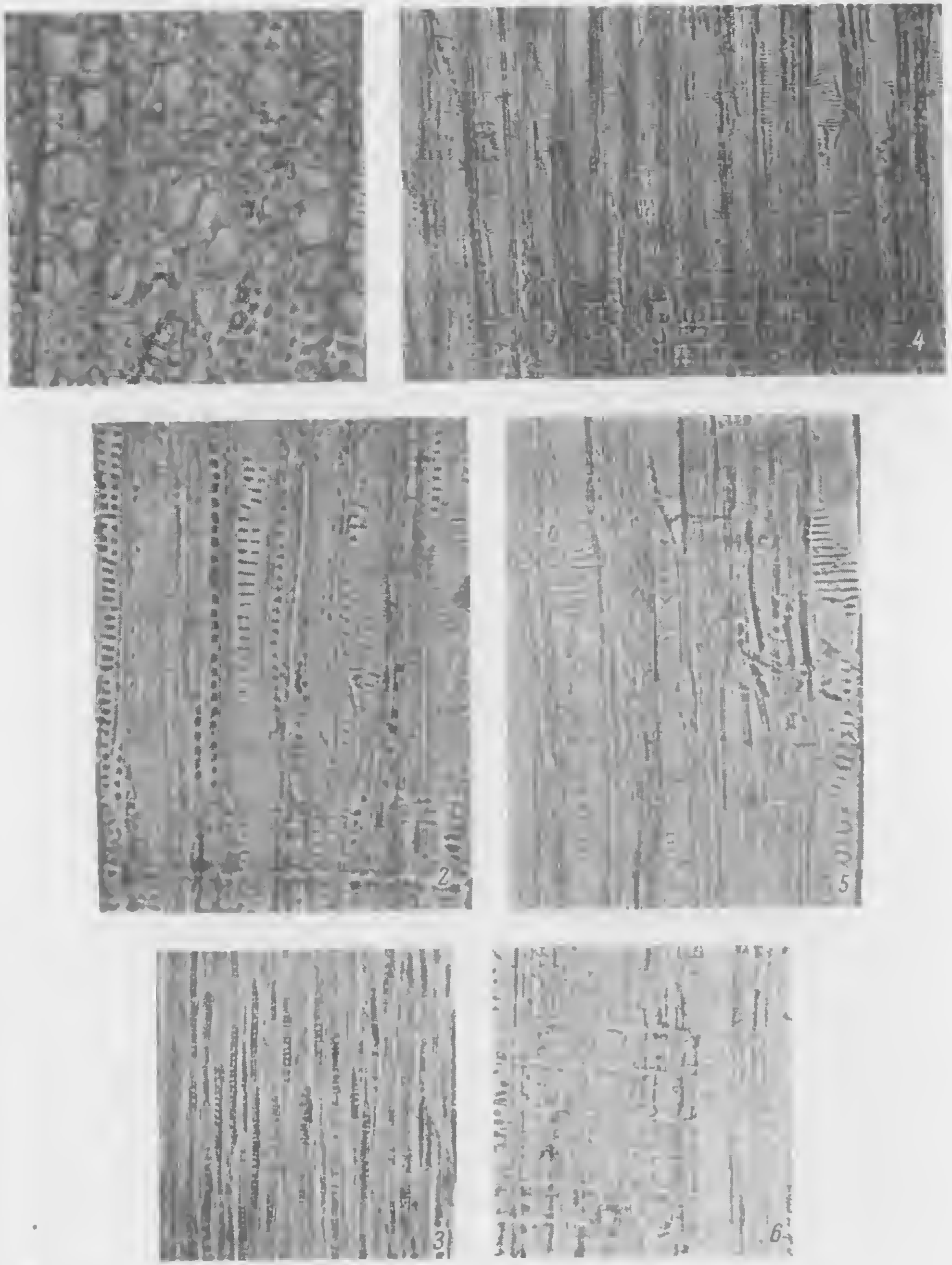
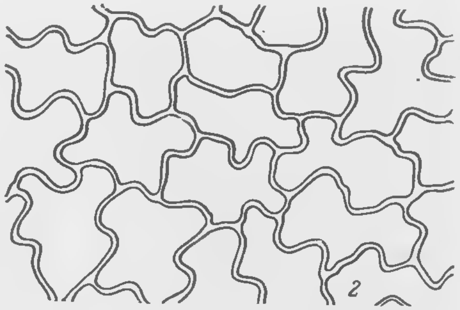
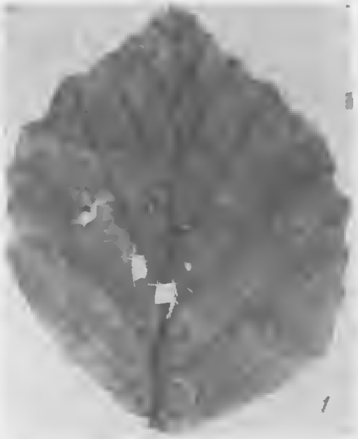


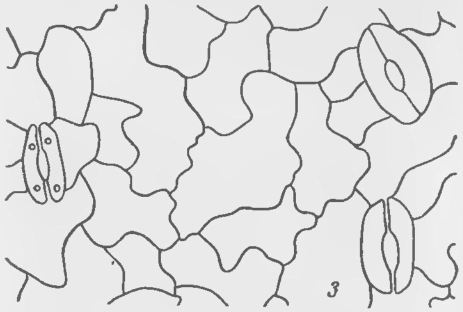
ТАБЛИЦА II



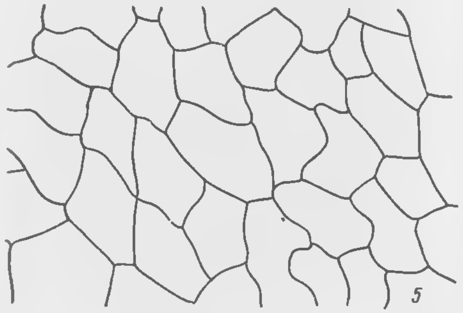
2



1

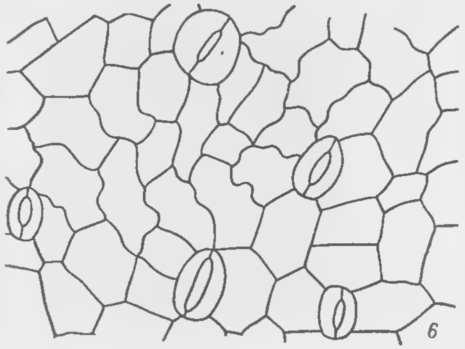


3



5

4



6

Hamamelis japonica Sieb. et Zucc.

Листопадный кустарник 3—7 м высоты, произрастающий в лесах Японии по склонам гор островов Кюсю, Сикоку, Хонсю и Хоккайдо, а также в Китае (Kammeyer, 1957) в провинции Цзянсин. Японское название Mansaku. Цветет с января, нередко с конца декабря (Kache, 1919) или октября (Andre, 1891) до апреля.

Жилкование листа (табл. II, *1*). У *H. japonica* пластинка листа голая, широкояйцевидной формы. Главная жилка волнисто изогнутая. Край листа волнистозубчатый, зубчики начинаются ниже середины пластинки. Базальная пара жилок веточек не имеет. От нее отходят очень тонкие третичные жилки. Первая пара жилок дает 3 веточки, вторая — 1—2 веточки. Остальные жилки веточек не дают. Жилки 3-го порядка параллельны друг другу. На середине интервала они большей частью соединяются между собою V- или U-образно, реже перпендикулярной к ним перемычкой; в зависимости от характера соединения их друг с другом получаются ячейки 5—11 мм в длину и 2—3 мм в ширину, от неправильной до куполообразной или почти прямоугольной формы. Это ячейки — 1-го порядка. В ячейках 1-го порядка имеются 2—4 ячейки 2-го порядка, образованные четвертичными жилками. Иногда четвертичные жилки разветвляются и, утончаясь по направлению к вторичной жилке, слепо заканчиваются дихотомически разветвленной веточкой. Если жилки 4-го порядка образуют ячейки, тогда внутри этих ячеек слепо заканчиваются жилки 5-го порядка. Пластинка листа голая. Пучки волосков имеются только у основания главной и вторичных жилок и в пазухах боковых жилок. Черешок около 1 см длиною.

Эпидерма. Верхняя эпидерма (табл. II, *2*). Проекция клеток вытянутая и распластанная; очертания извилистые; углы в смежных границах тупые, количество клеток в поле зрения (площадью 0.17 мм^2) 145; размер по длинной оси 65 μ, площадь 1400 μ^2. Нижняя эпидерма (табл. II, *3*). Незначительно опушена очень редкими пучками волосков; проекция клеток вытянутая и распластанная; очертания извилистые; углы в смежных границах тупые; количество клеток в поле зрения 160; размер по длинной оси 72 μ; площадь 2160 μ^2; средняя длина устьица 32 μ; количество устьиц в поле зрения 17; встречаются устьица-близнецы; тип устьиц от ранункулоидного до рубиацеоидного, чаще ранункулоидный. Довольно часто наблюдается деление побочных клеток в перпендикулярном направлении к щели устьица.

Древесина ствола. У *H. japonica* в отличие от других видов перфорационные пластинки соседних сосудов расположены в одном горизонтальном ряду: в одном ряду до 18 перфорационных пластинок (табл. I, *4*). Клювы сосудов как короткие, так и длинные. На стенках длинных клювов многочисленные окаймленные лестничные поры; их около 17, иногда до 50 пор (табл. I, *5*). Между сосудами и стоячими клетками луча довольно крупные окаймленные линейные поры (табл. I, *6*). На стенках некоторых клеток древесинной паренхимы имеются мелкие окаймленные поры. Клетки лучей без содержимого. Наиболее часто встречающаяся высота лучей — 35—40 слоев.

H. japonica известен в культуре с 1862 г. Среди представителей этого вида имеется несколько разновидностей: разновидность *arborea* (Ottolander) Gumbleton с золотисто-желтыми лепестками и темно-пурпурной чашечкой; разновидность *zuccariniana* (Ottolander) Gumbleton с канареечно-желтыми лепестками и желтовато-коричневатой чашечкой, лепестки меньших цветков раскрываются на 3 недели позднее (Nicholson, 1901); разновидности *flavopurpurascens* (Makino) Rehder (1925) и *obtusata* Matsum.

Хозяйственное значение. *H. japonica* — декоративное растение, которое цветет до появления листьев: с января (или даже с конца октября, декабря) до апреля.

Из цветков гамамелиса японского в Мюнхенском фармацевтическом институте (Hörhammer et Griesinger, 1959) было выделено приблизительно 3% глюкозида-спиреозида, при расщеплении которого образуется кверцетин и глюкоза.

В СССР культивируется на Черноморском побережье Кавказа в Сухуми и Батуми (Дмитриева, 1963).

Hamamelis virginiana L.

Листопадный кустарник или небольшое дерево 5—8 м высоты. Распространение. В Сев. Америке на плодородных почвах речных долин, по опушкам леса от оз. Мичиган на запад: южная часть Висконсина и Миннесота, почти вся Айова, восточная часть Небраски и Канзаса, Оклахома, северо-восточная часть Техаса, северная часть Лагиана, северная и средняя часть Миссисипи и Алабамы, северная часть Флориды до новой Шотландии, район Нью-Брансуик, о. Антикости, долина р. Св. Лаврентия, южная часть провинции Квебек и Мичиган. Цветет осенью (с октября, иногда сентября до декабря), когда наблюдается листопад и осыпание зрелых (прошлогодних) семян. В связи с этим Гамамелис виргинский желателен для широкого внедрения в сады и парки, в которых еще очень беден ассортимент растений, цветущих осенью и зимой.

H. virginiana по листьям очень похож на *H. japonica*: край листа волнистозубчатый. Зубчики начинаются ниже середины пластинки. От базальной пары жилок отходят очень тонкие третичные жилки. Первая пара жилок дает 3 веточки. Пластинка листа голая, удлиненнояйцевидной формы. Главная жилка менее волнисто изогнутая, чем у *H. japonica*. Плод *H. virginiana* погружен в чашечку до $^1/_2$, у *H. japonica* — до $^1/_6$.

По анатомическому строению древесины *H. virginiana* больше сходен с *H. mollis*: клювы сосудов только короткие, на стенках их поры отсутствуют, между стоячими клетками лучей и сосудами поры мелкие. Клетки лучей имеют содержимое желтоватого цвета. Наиболее часто встречающаяся высота лучей 25—27 слоев.

По количеству хромосом ($2n=24$) *H. virginiana* сходен с *H. vernalis*.

H. virginiana впервые был опубликован Линнеем в 1753 г. Уже тогда (во второй половине XVIII столетия) его разводили в Америке черенками. Лучшее время для этого — осень; черенки высаживаются в тенистых местах. Черенки, взятые с молодых побегов, заготавливают в сухую погоду. Почва должна быть легкой. Размножение семенами производится весной. Как указывает Венема (Venema, 1957), семена сажают в горшки, которые погружают в землю в затененной части сада. Там они находятся все лето. Землю в горшках очищают от сорняков и в сухую погоду поливают. Осенью горшки защищают легкой покрышкой. Весною, когда наступает теплое время, семена прорастают, горшки переносят в ту часть сада, где они могут быть утром (до 11 часов) на солнце. Если проростки тщательно поливать, то к осени они достигают размеров, позволяющих пересаживать их в грунт, желательно в тени и во влажную почву.

Хозяйственное значение. В связи с тем, что *H. virginiana* цветет осенью, он представляет собой очень своеобразное декоративное растение. Хозяйственное значение этого растения увеличивается благодаря его лекарственным свойствам. В медицине используются кора и листья: кора — только в Голландии, листья же — в 20 странах мира (Klan, 1948). Они содержат эфирное масло и горькое вещество, называемое «гамамелитанин», или «галлитанин», состоящее из галловой кислоты и флобатанина; это вещество обладает вяжущим свойством и кровеостанавливающим действием. Листья и кора используются при геморое, при расширении вен и ушибах (Claus, 1956, Trease, 1957; Weiss, 1960).

В гомеопатии используются не только листья и кора, но также корни виргинского гамамелиса. Применяются при расширении вен и венозных кровотечениях (Гранникова, 1956).

H. virginiana — это морозоустойчивое растение. Оно растет даже в условиях Ленинграда (в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР), цветет в октябре, когда наступают заморозки; плодов здесь не образует. Культивируется также на Черноморском побережье Кавказа (Батуми) и в Белоруссии (Боборeко, 1964).

Hamamelis mollis Oliv.

Листопадный кустарник или маленькое дерево до 10 м высоты. Распространен в Китае в лесах и кустарниковых зарослях провинций Хубэй на высоте от 1300 до 2500 м над ур. м. и особенно в районе г. Ханьчуань, а также в провинции Цзянсин. Цветет с января до марта, когда на деревьях еще нет листьев. Четырехлетние горшечные растения цветут уже в декабре (Kache, 1919).

Введен в культуру в 1879 г. Это самый красивый вид рода. Его цветки крупнее, чем цветки других видов, лепестки довольно широкие, имеют золотисто-желтую окраску. Этот вид родствен *H. betchuensis* Makino, который распространен в Японии.

Жилкование листа (табл. II, *4*). Главная жилка прямая. Край выемчатозубчатый. Зубчики начинаются от основания листа. Базальная пара жилок имеет 8—10 веточек. Первая пара жилок дает 5 веточек, вторая — 2—3 веточки. Вышележащие жилки веточек не дают. Жилки 3-го порядка такие же, как у предыдущего вида, в отличие от *H. virginiana* у *H. mollis* более густая сеть жилкования; у него даже жилки 5-го и 6-го порядка образуют ячейки, в которых слабо разветвляются, образуя одну вилочку, коротенькие слепо заканчивающиеся жилки 6-го и 7-го порядка. С нижней стороны пластинка войлочно опушенная; опушение состоит из простых волосков, объединенных в пучки. Черешок очень короткий, до 5 мм длиною.

Эпидерма. Верхняя эпидерма содержит пучки волосков, очень редко расположенных, проекция клеток квадратно-прямоугольно-многоугольная (табл. II, *5*), иногда распластанная; очертания прямолинейные и прямолинейно-округлые, при распластанной проекции — извилисто-волнистые; углы в смежных границах тупые; количество клеток в поле зрения 220; размер по длинной оси 43 μ, площадь 1290 μ^2. Нижняя эпидерма густо опушена пучками волосков; проекция клеток вытянутая и распластанная (табл. II, *6*), очертания от прямолинейных до извилистых; углы в смежных границах тупые; количество клеток в поле зрения 300; размер по длинной оси 36 μ, площадь 720 μ^2, средняя длина устьица 25 μ; количество устьиц в поле зрения 30, встречаются устьица-близнецы. Тип устьиц от ранункулоидного до рубиацеоидного, чаще ранункулоидный. Довольно часто одна из побочных клеток разделена перпендикулярно щели.

Древесина ствола. В расположении перфорационных пластинок горизонтальной рядности не наблюдается. Клювы сосудов только короткие, на стенках пор не имеют. Между сосудами и стоячими клетками луча имеются мелкие поры, расположенные линейно, и крупные поры с супротивным расположением; крупные поры имеют два или три отверстия. Клетки лучей заполнены содержимым коричневого цвета. Наиболее часто встречающаяся высота лучей 10—16 слоев.

Ископаемые остатки

В ископаемом состоянии представители рода *Hamamelis*, по данным Е. Ф. Кутузкиной (1963), известны только по отпечаткам листьев. Их находят в палеоцене—плиоцене; на территории СССР — *H. kryshtofoviczii* Jacub. в сарматской флоре Молдавской ССР;

на Щпицбергене и Аляске — *H. clarus* A. Hollick; в Македонии — *H. macedonica*, в центральной Франции (из плиоцена) — *H. latifolia*. Кроме того, известен формальный род *Hamamelitcs*, представленный видами: *H. gelindenensis* Saporta et Marion из эоцена Бельгии, *H. westphaliensis* Saporta и *H. fothergilloides* Saporta из третичных отложений Сев. Америки.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ HAMAMELIS ПО ЖИЛКОВАНИЮ

1. Пластинка листа голая. Главная жилка волнисто-изогнутая; от базальной пары жилок отходят очень тонкие третичные жилки; первая пара жилок дает 3 веточки; край волнисто-зубчатый; зубчики начинаются ниже середины . . . . 2.
+ Пластинка листа сильно опушена простыми волосками, объединенными в пучки. Главная жилка прямая; базальная пара жилок дает 8—10 веточек; первая пара жилок дает 5 веточек; край выемчато-зубчатый, зубчики начинаются от основания листа . . . . *H. mollis*.
2. Пластинка листа широкояйцевидной формы . . . . *H. japonica*.
+ Пластинка листа удлиненнояйцевидной формы . . . . *H. virginiana*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ HAMAMELIS ПО АНАТОМИИ ДРЕВЕСИН

1. В расположении перфорационных пластинок горизонтальной рядности не наблюдается. Клювы сосудов только короткие, на стенках пор не имеют. Между стоячими клетками лучей и сосудами поры мелкие. Если имеются крупные поры, они содержат 2 или 3 отверстия. Клетки лучей заполнены содержимым . . 2.
+ Перфорационные пластинки соседних сосудов располагаются правильными горизонтальными рядами. В одном таком ряду до 18 перфорационных пластинок. Клювы сосудов как короткие, так и длинные. На стенках длинных клювов многочисленные окаймленные лестничные поры. Между стоячими клетками лучей и сосудами довольно крупные окаймленные поры с одним отверстием. Клетки лучей без содержимого . . . . *H. japonica*.
2. Содержимое клеток лучей коричневого цвета. Наиболее часто встречающаяся высота лучей 10—16 слоев . . . . *H. mollis*.
+ Содержимое клеток лучей желтоватого цвета. Наиболее часто встречающаяся высота лучей 25—27 слоев . . . . *H. virginiana*.

Заключение

Виды рода *Hamamelis*, независимо от их географического распространения, имеют очень много общего, так что их трудно различить. Морфологическое сходство связано, вероятно, с тем, что эти растения обитают в подлеске. Некоторые черты строения листа, такие как крупноклетная, тонкостенная с волнистыми очертаниями эпидерма, ранункулоидный тип устьиц, перисто-краебежный тип жилкования листа, который относится к наиболее примитивному типу, говорят, по-видимому, о большей древности рода *Hamamelis* по сравнению с другими представителями семейства *Hamamelidaceae*. Не противоречат этому также данные анатомического строения древесин. Как показало детальное исследование древесин, виды этого рода имеют, кроме того, хотя и мелкие, но характерные только для них особенности.

Литература

Боборeко Е. З. (1964). О выращивании гамамелиса виргинского в Белоруссии. — Гранникова Т. А. (1956). Краткое руководство по гомеотерапии. — Дмитриева А. А. (1963). *Hamamelidaceae*. Дендрофлора Кавказа, III. — Кутузкина Е. Ф. (1963). *Hamamelidaceae*. Основы палеоботаники. — Скворцова Н. Т. (1960а). Строение эпидермисов у представителей *Hamamelidaceae*. Бот. журн., 5. — Скворцова Н. Т. (1960б). О типах жилкования листьев представителей семейства *Hamamelidaceae*. Вопр. фармакогнозии, XII. — Чжан Цзинь-тань. (1960). Морфология пыльцы семейств *Hamamelidaceae* и *Altingiaceae*. Автореф. диссерт. БИН, Л. — André E. (1891). *Hamamelis japonica*. Revue Hortic. Journ. de hortic. pratique, LXIII : 472. — Claus E. P. (1956). Pharmacognosy. — Ernst W. R. (1963). The Genera of *Hamamelidaceae* and *Platanaceae* in the Southeastern United States. Journ. Arnold Arbor., XLIV, 2. — Flint F. F. (1957). Megasporogenesis and megagametogenesis in *Hamamelis virginiana* L. Virginia Journ. Sci., II, 8. — Hörhammer L., et R. Griesinger. (1959). Isolierung von Spiraeosid aus den Blüten von *Hamamelis japonica*. Naturwissensch., 46, 13. — Kache P. (1919). Über Hamamelidaceen. Die besten der neueren und selteneren Laubgehölze. Mitteil. Deutsch. Dendrol. Qes., XXVIII. — Kammeyer H. F. (1957). Die schönen Zaubernüsse (Hamamelisgewächse). — Klan D. M. Z. (1948). Drogy všech lékopisů v přehledu. — Koidzumi G. (1939). *Hamamelis megalophylla* Koidz. Acta Phytotax. et Geobot., VIII. — Lange I. (1953). *Hamamelis japollis* Hybr. n. Dansk dendrologisk. Arsskrift, II. — Makino F. (1916). *Hamamelis betchuensis* Makino. Journ. Jap. Bot., 1, 7. — Nicholson G. (1901). *Hamamelis* Dictionary of Gardening. Suppl. : 414. — Rehder A. (1925). New Species, and Combinations from the Herbarium and the Collections of the Arnold Arboretum. Journ. Arnold Arb., VI : 208. — Shoemaker D. N. (1905). On the Development of *Hamamelis virginiana*. Bot. Gaz., XXXIX. — Standley P. C. (1937). Studies of American Plants, VII, Publ. Field Mus. Bot., 17, 2. — Trease G. E. (1957). A textbook of pharmacognosy. — Venema H. I. (1957). *Hamamelis virginiana* L. Nederl. Dendr. Ver. Jaarb., 20. — Weiss R. F. (1960). Lehrbuch der Phytotherapie.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 II 1964).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК (075.8)58.08 : 581.55(7.8)

АМЕРИКАНСКИЕ УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ПО МЕТОДИКЕ ПОЛЕВЫХ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ РАБОТ

1

В настоящем критическом обзоре[1] будут рассмотрены американские руководства по проведению практических работ в высшей школе по геоботанике (экологии растений в американском смысле), а именно книги: П. К. Лемона, Э. А. Филипса, Дж. Т. Кэртиса и Г. Коттема.[2]

Причин для более полного ознакомления с этими руководствами несколько. Во-первых, в геоботанике сравнительно мало руководств, составленных на уровне современной науки и предназначенных для студентов. Во-вторых, в советской геоботанике нет еще ни одного полного руководства по геоботаническим полевым работам для вузов. В-третьих, преподавание в наших вузах геоботаники и подготовка специалистов-геоботаников для народного хозяйства и науки часто не отвечают все возрастающим требованиям. Повышение теоретико-методического уровня подготовки геоботаников невозможно без хороших руководств для проведения как лабораторных, так и полевых практических работ. При составлении таких руководств необходимо учесть и опыт зарубежных геоботаников, в том числе и американских.

2

Учебник Поля Лемона «Полевое и лабораторное руководство по экологии» — пособие для студентов-биологов американских университетов. Автор — преподаватель Нью-Йоркского университета. В работе над руководством приняли участие также некоторые ученые других университетов США.

Как сам предмет «экология» в Америке, так и данное пособие охватывает широкий диапазон вопросов, которые по традициям наших вузов относятся к различным географическим и биологическим дисциплинам. Из 39 работ, рассмотренных в руководстве, около половины относятся к геоботанике в нашем понимании; о них и будет в дальнейшем речь. Другие работы похожи на те, которые у нас проходят при практических занятиях по физической географии, гидрологии, геологии, почвоведению, физиологии растений и зоологии, а часть работ, например по дендрохронологии, сколько нам известно, у нас в вузах не проводится. Таким образом, программа практических занятий американских студентов сильно отличается от нашей, и, не имея программ по другим предметам, нам трудно создать полное представление о том, как подготавливаются биологи в Америке.

По сравнению с полевой практикой по ботанике, как она проводится у нас (на биологическом отделении Тартуского университета), в рассматриваемой программе сильно увеличена часть, посвященная отдельным факторам, особенно абиотическим, зато совершенно отсутствует крупномасштабное картирование растительности, на которое у нас отводится половина времени геоботанической части полевой практики. Самостоятельное картирование растительности, по нашему глубокому убеждению, в учебно-методическом отношении очень ценно, так как заставляет студентов применять приобретенные знания по разграничению и описанию различных фитоценозов и их комплексов. Сильно упрощена, по сравнению с нашей, также классификация растительности и прикладная типология земель. Совершенно не рассматриваются вопросы типологии лесов. Мало уделяется внимания структуре фитоценозов, весьма упрощенно трактуется понятие о жизненных формах.

---

[1] В основу положен доклад авторов на заседании Комиссии ВБО по просмотру учебников и учебных руководств.

[2] P. C. Lemon. (1962). Field and laboratory guide for ecology. Burgess Publishing Company. Minneapolis; E. A. Phillips. (1959). Methods of vegetation study. Henry Holt and Company, Inc.; J. T. Curtis, G. Cottam. (1962). Plant ecology workbook. Laboratory, field and reference manual. Burgess Publishing Company. Minneapolis.

Руководство разделено на 2 неравные части. 29 практических работ относятся к первой части, озаглавленной «Экологические принципы и процессы». Во второй части — «Экологическая техника» — даются указания к 10 работам по отдельным специальным методам, начиная с изучения почв и кончая использованием изотопов радиоактивных веществ для изучения миграции веществ и видов. К специальным методам отнесены также обычные методы описания пробных площадок, с чего у нас обычно начинают.

Автор настаивает на чисто дедуктивном способе разработки основных вопросов курса. Книга начинается с понятия об экосистеме, проиллюстрированном довольно вульгарной треугольной схемой: среда $\rightleftarrows$ сообщество $\leftrightarrows$ организм. Затем рассматривается роль географического местоположения исследуемой экосистемы на фоне почвенных зон и геологической карты США.

Затем изучаются довольно подробно отдельные абиотические факторы, солнечная радиация, свет, тепло, осадки, испарение и важнейшие их взаимоотношения. При этом студенты знакомятся со многими приборами и в лаборатории изучают влияние на живой организм отдельных факторов. Далее следует довольно короткая часть об исследовании внутривидовых и межвидовых отношений (опыты в вегетационных сосудах, изучение конкуренции на примере поедания трав различными животными).

Далее рассматриваются конкретные примеры экосистем; 4 работы по водным и 6 по наземным биомам. Жизнь озера, реки, морского побережья рассматривается на фоне важнейших особенностей водной среды. Наземные экосистемы рассматриваются на примере зональных типов растительности: пустыни (3 типа), прерии (3 типа), тундры (4 типа), тайга (бореальная и горная), смешанные леса и широколиственные леса.

Затем приводятся примеры смен растительного покрова, природных — пять смен и антропогенных две смены. Сукцессии — «коронный номер» американских экологов. Здесь рассматриваются классические примеры: зарастание водоема. развитие болота, развитие поймы, зарастание скал и укрепление песков, сукцессии на залежах, вырубках и гарях.

Только во второй части даются основные методы геоботанического описания, в том числе новейшие способы количественного учета растений без закладки пробных участков и квадратов. Внимания в этой части заслуживают также лабораторные работы по пыльцевому анализу, изучение колебаний климата по годовому приросту деревьев (дендрохронология), изучение аэрофотографии, применение растений-индикаторов и животных-индикаторов загрязнения водоемов и свойств почвы. Экология животных сильно ущемлена, для нее отводятся только 2—3 работы, а в других работах — отдельные задания типа: «выясните массовые виды млекопитающих», без подробных разъяснений, как это делать.

Методические указания к отдельным работам даются на 2—5 страницах довольно конспективного текста. Они составлены по единому плану.

1. Материалы и снаряжение. Здесь приводятся часто довольно уникальные, с нашей точки зрения, приборы и химикаты; относительно радиоактивных изотопов и аэрофотоматериалов указаны адреса доставляющих фирм; по-видимому, все остальное получить нетрудно.

2. Задача работы (часто с кратким обоснованием значения работы).

3. Указания к проведению работ даны с различной подробностью. Часто автор советует обратиться к «инструктору» для получения более конкретных указаний или для того, чтобы узнать названия растений-доминантов или животных-доминантов (второстепенные виды обычно не учитываются). Для самостоятельной работы руководство мало подходит. Все необходимые для работы таблицы даны в виде готовых формуляров. Так же напечатаны в книге и бланковые карты.

4. В конце каждой методики — рекомендуемая литература: около 10 источников. в большинстве научные статьи из журналов, которые могут служить примером. Более 60% приведенной литературы издано позже 1951 г. Автор пишет, что другие учебные пособия умышленно здесь не приводятся, так как они общеизвестны.

Книга — большого формата, напечатана крупным шрифтом на хорошей бумаге, рисунки крупные, отчетливые, но их могло бы быть больше. Схемы довольно примитивные. В конце помещен полный предметный указатель.

В целом руководство дает представление, что практические работы по экологии ведутся в США по очень широкой программе и на высоком техническом уровне, но без особого углубления в методические и теоретические вопросы. В учебно-методическом отношении построение книги в целом и разработка отдельных тем довольно посредственные.

3

Эдвин Аллэн Филипс, автор пособия «Методы изучения растительности», считает, что, прививая навыки самостоятельной работы, следует приучать студентов к пользованию различными методами; знакомясь с различными приемами, студент должен самостоятельно определить пригодность того или иного метода при изучении данного типа растительности. В руководстве Филипса приводятся методы, используемые не только в Америке, но и в Великобритании, Скандинавии и в Средней Европе.

Наряду с основными количественными характеристиками растительности рассматривается и описание фитоценозов на основе их физиономичности, изучение смен растительности и выявление ряда качественных показателей. Большое внимание обращается на методику обработки данных и их синтез (около $^2/_5$ объема книги).

Руководство состоит из семи частей, которые содержат 25 глав и 56 конкретных упражнений.

Первая часть книги знакомит студентов с точной закладкой пробных площадей в природе вместе с геодезической привязкой их по принципу теодолитного хода и с принципами тригонометрической съемки пробной площади.

Вторая часть руководства весьма формальна. Здесь рассматривается описание растительности на так называемой физиономичной основе, т. е. без учета видового состава растений вообще (дается характеристика структурных диаграмм Дансеро, спектра жизненных форм по Раункиэру, профильной диаграммы Ричардса и системы символов Кюлера).

Третья часть охватывает методы оценки и определения количественных показателей отдельных видов и растительности в целом. При изложении понятия встречаемости уделяется внимание зависимости полученных данных от числа, конфигурации, величины и размещения пробных площадок. Упражнения же составлены так, что студенты сами должны сделать соответствующие выводы. Из методов оценки обилия рекомендуется шкала Акокса, учитывающая зависимость обилия от среднего расстояния между особями данного вида. Приводятся все основные методы определения проективного покрытия, в том числе и методы сечений и точек, статистически более обоснованные. Здесь же рассматривается применение трансектов и отмечаются достоинства этого способа при определении границ ассоциаций, а также так называемый «бесплощадковый анализ». В последней главе даны методы точек, Биттерлиха и случайных деревьев, которые следует считать статистически достоверными и очень перспективными.

Четвертая часть посвящена изучению смен (сукцессий). Она содержит три главы, в которых описывается соотношение возраста и диаметра отдельных пород древостоя с обращением особого внимания на возможные смены видового состава. Рассматривается также применение постоянных квадратов с вариантами для изучения изменений во времени вследствие сенокошения, пожаров и огораживания (с целью изолирования растительности от поедания крупными млекопитающими) и наблюдения над изменениями растительности дюн, эродированных участков и зарастающих берегов. Методически особый интерес представляет экспериментальное изучение влияния пожаров различной интенсивности.

Пятая часть руководства посвящена качественным признакам растительности — установлению характера распределения, витальности, феноаспектов и ярусности.

В шестой части приводится обильный методический материал по обработке данных и установлению различных синтетических показателей. В первую очередь рассматривается определение климаксовых ассоциаций, консорций, социететов и других классификационных единиц в трактовке различных геоботанических школ — американской (Клементса), британской, школы Цюрих—Монпелье и скандинавской, а затем рассматривается анализ континуума. Далее руководство знакомит с некоторыми индексами, формулой Чекановского, с определением характера распределения растений, с межвидовой корреляцией, с полезными графическими приемами (так называемый фитограф, диаграмма ординации) и др.

Последняя, седьмая часть содержит соображения о составлении моделей сообществ и их назначении. Например, для разъяснения и оценки отдельных методов выборки берутся мелкие монеты в случайных количественных соотношениях.

Книга снабжена предисловием и введением, а также списками литературы (рекомендуемые руководства и пособия, важнейшие для геоботаника ботанические периодические издания) и необходимых инструментов. Приложены предметный и авторский указатели.

Руководство Филипса построено логично, и последовательность работ в практикуме соответствует в общих чертах порядку их усложнения.

Из недостатков пособия Филипса следует указать на следующие. Отсутствует характеристика особенностей методики работ в различных типах растительности (леса, луга, болота). Отдельные методы применения квадратов, кругов, точек и методы без разграничения площади могли бы быть более четко разгруппированы. Выбор методов этих разделов довольно случаен (учитывается, возможно, их распространенность среди американских исследователей). Методы могли бы быть объединены в определенные циклы по степени интенсивности исследования. Автор пособия не обращает должного внимания на описание почвенных и других факторов среды.

Далее, студентов не знакомят с планированием исследований и с постановкой исследовательских проблем; не затрагиваются различные вопросы, существенные с точки зрения практики. Таким образом, студенты получают навыки по отдельным методам описания растительности, но общий уровень их подготовки будет все же во многом зависеть от работы руководителя.

Комплекс практических занятий довольно разносторонен и дает возможность применять одновременно с отдельными группами студентов разные методы и сравнивать полученные результаты. Изложение отдельных работ достаточно детальное и доступное, текст конкретный и лаконичный, оформление книги отличное. Сравнительно небольшой объем и формат, мягкие и прочные обложки относятся также к достоинствам данного полевого руководства.

4

Авторами изящно изданного «Руководства по экологии растений» являются экологи Висконсинского университета Джон Кэртис и Грэнт Коттем. Первое издание этого труда появилось в 1950 г., последнее (третье), намного расширенное, — в 1962 г.

Как вытекает из предисловия, руководство предназначено для односеместрового курса по экологии растений. Если с этой точки зрения оценить выбор и количество работ в данном руководстве, то первое впечатление о книге — перегрузка работами. Но, к сожалению, нам не известно, в каком объеме читается курс экологии в американских университетах, какие близкие курсы преподаются и какие курсы предшествуют курсу экологии. Поэтому трудно оценить подбор и количество работ.

Руководство начинается лабораторными упражнениями. Описываются методы выявления приспособлений растений к водному режиму. Приводятся довольно простые методы определения морфологических признаков приспособления растений к различным условиям увлажнения. Далее следуют упражнения по определению меж- и внутривидовых отношений между видами. Эти работы требуют специальных экспериментальных установок, краткое описание которых приводится. Специальные работы отведены для установления зависимости растений от освещения (затенения), выяснения механизма распространения диаспор растений и изучения биологии некоторых групп растений (лианы, эпифиты, пустынные растения). Последнее упражнение должно дать студенту навыки измерения некоторых факторов среды (освещение, температура, влажность и кислотность почв). Таким образом, в первой части руководства (лабораторные работы) приводится довольно пестрый набор различных работ по адаптативной и физиологической экологии, биологии растений и полевой экологии. Необходимо отметить, что эти последние работы по изучению факторов среды изложены весьма поверхностно и в других частях руководства более обстоятельно они также не рассматриваются.

Основную часть книги занимают методы описания растительности: 1) анализ по квадратам, 2) методы четвертей (quarter) и 3) описание эколого-фитоценотических профилей. В каждой главе дается подробное изложение распорядка работ и их обоснование с точки зрения математической статистики. Приводятся формулы вычисления соответствующих индексов, принятых в «индивидуалистическом направлении», бланковые таблицы для нанесения фактических данных и индексов. Несомненно, большинство методов довольно трудоемки. Некоторые из этих методов были применены нами при изучении лесной и болотной растительности, и мы пришли к заключению, что при практических работах со студентами они не всегда применимы. Большая часть из этих работ — специальные методы для исследователей, изучающих в деталях особенности состава и структуры растительности. Очень ценно, что в книге камеральные подготовительные и полевые работы связаны между собой промежуточными этапами, т. е. студент упражняется на картах-схемах конкретных участков растительности в выборе площадки для описания, объекта для измерения и в нанесении получаемых данных на бланки. Таким образом, студент уже в подготовительный период приобретает определенные навыки для планировки полевых работ.

Довольно подробно описаны методы изучения влияния на растительность различных факторов — пожаров, пастьбы и пр. Особенно тщательно рассмотрены вопросы изучения динамики растительности сукцессионных рядов в различных типах растительности.

Несмотря на обилие приводимых в книге различных упражнений и методов, в ней отсутствуют некоторые очень существенные разделы. Отсутствует раздел об элементарных методах описания растительности. Возможно, что эти методы даются американским студентам в каких-то других, более простых пособиях. Так или иначе, ради полноты и последовательности изложения в таком руководстве могли бы найти место и элементарные работы. Совсем отсутствуют методы картирования растительности. Почти никакого внимания не уделено анализу вертикальной структуры растительности. Слабо изложены методы изучения экотопа. И, наконец, почти все методы описаны без учета практических требований, не видна их связь с конкретными задачами геоботаники в различных отраслях сельского и лесного хозяйства.

Книга очень хорошо оформлена. Приводится большой список литературы, дифференцированный по отдельным проблемам, приведены главным образом английские и американские работы.

Руководство Кэртиса и Коттэма несомненно является очень ценным и содержательным трудом, но, как уже сказано, с точки зрения советской геоботаники в нем имеются существенные недостатки. При составлении аналогичного советского руководства отдельные части труда Кэртиса и Коттэма послужат хорошим примером изложения некоторых современных американских методов описания растительности.

5

Мы рассмотрели вкратце три американских (США) руководства по экологии растений. Попытаемся резюмировать сказанное. Положительными чертами этих руководств, по нашему мнению, являются: 1) современность (в руководствах описываются новейшие и перспективные методы анализа); 2) четкое и удобное распределение материала; 3) увязка камеральных и полевых работ промежуточными упражнениями; 4) разнообразие описываемых методов и их высокий технический уровень (современная инструментальная база); 5) тщательное и конкретное описание методов изучения смен; 6) ознакомление студентов с методами математической обработки материала; 7) лаконичность изложения; 8) хорошее оформление, удобность руководств для пользования.

Отрицательными чертами рассмотренных руководств являются: 1) неопределенное назначение (не ясно, какую подготовку, теоретическую и методическую, должен иметь студент, приступая к работе с данными руководствами; не ясна также роль инструктора, на которого в руководствах часто ссылаются); 2) отсутствие методов картирования растительности; 3) слабо представлены методы изучения вертикальной структуры растительности; 4) поверхностно приводятся методы изучения почвенных условий; 5) мало внимания уделяется вопросам классификации и типологии растительности; 6) руководствами не предусмотрено достаточное знание флоры, являющееся необходимой предпосылкой для успешного изучения растительности; 7) мало внимания уделяется методам, выработанным в других странах (кроме США и Англии).

6

Ознакомление с руководствами Лемона, Филипса, Кэртиса и Коттэма приводит нас к выводу о целесообразности учитывать опыт зарубежных коллег. Однако ясно и то, что ни одно из этих зарубежных пособий в целом не удовлетворяет наши требования в методическом и научно-теоретическом отношении.

Геоботаника преподается почти во всех советских университетах. Если для преподавания лекционного курса по геоботанике у нас есть целый ряд монографий, учебников и учебных пособий (Ярошенко, 1950, 1953, 1961; Быков, 1953, 1956; Воронов, 1963; Марков, 1963; Шенников, 1964), то для проведения учебной и учебно-производственной практики по геоботанике имеются только отдельные небольшие методические руководства, изданные отдельными вузами для местного пользования. Ценнейший многотомный труд «Полевая геоботаника» и другие работы по методике полевых работ (например, работы Л. Г. Раменского, В. Н. Сукачева и др.) могут быть использованы в учебной работе только теми студентами, которые уже имеют общую подготовку в области геоботаники. Поэтому назрела необходимость подготовить для вузов общее геоботаническое руководство для полевой практики. Нам представляется, что при составлении такого пособия следует учесть следующие принципы; оно должно быть составлено: 1) на высоком идейно-теоретическом уровне, отражающем состояние современной советской геоботаники; 2) на основании действующих учебных планов и программ вузов СССР исходя из бюджета времени, отведенного на проведение лабораторных и полевых работ; 3) учитывать материальные возможности (аппаратура, инструментарий) наших вузов; 4) учитывать региональные особенности района проведения практики (очевидно, необходимо составление зональных пособий); 5) учитывать практические задачи, стоящие перед будущими специалистами в их работе преподавателями, а также в научно-исследовательских институтах и на производстве; 6) учитывать методические требования, предъявляемые учебным пособиям в педагогическом отношении; 7) учебный материал должен быть дифференцирован, в соответствии со степенью подготовленности студентов различных специальностей по отдельным курсам и с учетом возможных различий в интенсивности проводимых работ; по-видимому, целесообразна дифференцировка практических занятий на 4 категории: а) первоначальное ознакомление с элементарными понятиями геоботаники, необходимыми не только для биологов, но и для лесоводов, агрономов и др., б) основные практические занятия, предусматриваемые для биологов и географов, в) общие работы для студентов-ботаников, г) специальные работы для студентов-геоботаников; 8) выбор практических работ и методических приемов должен содействовать усилению роли самостоятельной работы студентов.

Стремясь провести в жизнь вышеизложенные принципы, на кафедре систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета проводятся полевые практические работы по геоботанике для студентов-биологов в следующем порядке:

I ступень. Уже на ботанической практике 1-го курса наряду с ознакомлением с местной флорой часть времени отводится на следующие элементарные геоботанические занятия: 1) закладка выборочных пробных площадок; 2) оценка основных количественных и качественных показателей описываемых растительных сообществ (обилие, покрытие, фенофазы); 3) ознакомление с основными структурными элементами фитоценоза (ярусы, синузии, микрогруппировки) и их фитоценологическое описание; 4) ознакомление с основными типами растительности и почв, а также с прикладной типологией лесов, болот и лугов.

Работы I ступени должны также способствовать умению разграничивать местообитания в фаунистических, флористических и других целях.

II ступень. Ботаническая полевая практика для биологов и географов на 2-м курсе предусматривает: 1) повторение элементарных понятий и методов; 2) углубленное изучение методов выборки, определения аналитических признаков и структурных частей фитоценоза (метод Биттерлиха, определение проективного покрытия по Раменскому, по специальным эталонам и пр.); 3) ознакомление с полевым описанием почвенных разрезов (определение механического состава, реакции и других свойств почв); 4) экскурсии по различным типам фитоценозов и упражнения по определению классификационных единиц растительности и почв; 5) описание растительности и разграничение сообществ по экологическим рядам; 6) детальное крупномасштабное картирование ключевых участков с разнообразной растительностью.

В течение второго этапа полевой практики по ботанике студенты знакомятся с определением трудных групп цветковых (осоки, злаки и пр.), основных мхов, лишайников, а также грибов. Микологическая часть практики проводится осенью в течение двух дней. Описания растительности становятся более полными и точными.

После практики 2-го и следующих курсов особое внимание уделяется методике камеральной обработки собранных материалов, а именно: составлению сводных таблиц, кривых площадей выявления, применению некоторых статистических методов для обработки количественных данных полевых описаний, оформлению карты растительности.

III ступень. Учебно-производственная практика для студентов-ботаников на 3-м курсе. В течение этой практики проводится традиционная экспедиция для ознакомления с растительностью различных зон и вертикальных поясов. Такие экспедиции совершались на Урал, в Карпаты, на Памир, Алтай, в Казахстан и т. д.

Во время таких экспедиций применяются уже усвоенные методы описания растительности, а также изучаются специальные методы описания растительности степей, пустыни, высокогорной растительности и т. д.

IV ступень. Производственная и преддипломная практика для студентов-геоботаников. Студенты-геоботаники получают индивидуальные темы в соответствии с научно-исследовательскими планами кафедры и Института зоологии и ботаники АН ЭССР, с которым исследовательская работа кафедры тесно связана. На собрании кафедры обсуждается план работы студента, уточняется методика, намечается интенсивность проводимых им работ.

Как видно из вышеизложенного, порядок проведения геоботанической части ботанической полевой практики в Тартуском университете имеет много общего с такими же практиками в других вузах. Мы описали наш скромный опыт проведения геоботанических полевых работ для того, чтобы ознакомить представителей других вузов с нашим распорядком практики и услышать замечания и советы для усовершенствования нашей работы.

Было бы желательно взаимно обмениваться программами и методическими пособиями, составленными на местах, шире их обсуждать и согласовывать дальнейшую работу по составлению общеприменяемых руководств для вузов. В то же время необходимо дальнейшее ознакомление с соответствующими зарубежными (например, с немецкими, чешскими, польскими, английскими) пособиями. Несомненно, такая совместная работа ускорит появление современного советского руководства по полевой геоботанике для вузов.

Тартуский государственный университет
и Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР.

В. Мазинг, Х. Трасс и Т. Э. Фрей.

(Получено 28 I 1965).

УДК 581.14 : 633.2/.3

В. Ф. Корякина. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. Изд. «Наука», 1964, 287 стр.

Наша страна обладает огромными площадями природных кормовых угодий, которые дают более половины годового рациона всех кормов. Однако бóльшая часть лугов находится в совершенно неудовлетворительном состоянии и требует улучшения. Проведение научно обоснованных мероприятий по улучшению и рациональному использованию природных лугов требует знания закономерностей роста и развития наиболее распространенных и хозяйственно ценных видов луговых растений. Особенно важно знать эколого-биологические и эколого-физиологические особенности бобовых и злаков, которые в кормовом отношении являются наиболее ценными растениями и широко используются при создании сеяных лугов.

Поэтому выход в свет большой сводной работы В. Ф. Корякиной «Особенности роста и развития многолетних кормовых растений» следует только приветствовать. Книга Корякиной представляет собой изложение результатов многолетних экспериментальных исследований автора по теоретически и практически важной, но все еще мало разработанной проблеме. Кратко остановимся на некоторых разделах ее книги.

Большой раздел посвящен характеристике биологических особенностей наиболее распространенных и ценных луговых бобовых и злаков, которая дается в основном по литературным источникам и не содержит новых данных. Подобного рода характеристика имеется во многих работах по луговедению и луговодству, и поэтому указанный раздел книги нам кажется излишним, тем более что почти половина описываемых растений (лисохвост, райграс, полевица, овсяница красная) в дальнейшем изложении экспериментального материала совершенно не затрагиваются.

В разделе «Влияние температуры на рост, развитие и продуктивность многолетних кормовых растений в период прохождения стадии яровизации» по существу излагается материал более узко и только по одному объекту — клеверу красному. Поэтому следовало бы несколько сузить и название раздела, чтобы оно отвечало содержанию. Автором получены интересные данные о динамике содержания углеводов в листьях, узле кущения и растении в целом, о продуктивности и структуре урожая. Выявлены особенности развития клевера красного в зависимости от географического происхождения. Приводимые данные показывают, что местный клевер красный при ранневесеннем посеве в 1-й год жизни проходит все фазы развития, т. е. ведет себя как растение ярового типа.

В разделе «Эколого-биологическое изучение плодоношения клевера красного при разной интенсивности света» излагается материал о влиянии света на цветение и образование семян растения. Установлено, что снижение интенсивности света на 30% от естественного освещения в фазе закладывания бутонов оказывает отрицательное влияние на количество цветков в соцветии, на число семян и вес соцветий и семян. Значительный интерес представляют данные автора о влиянии смешанных посевов клевера со злаками на его семенную продуктивность. Оказалось, что высеянный в смеси с овсяницей или ежой клевер красный образовал в 2.5 раза больше соцветий и в 6 раз больше семян, чем при одновидовом посеве. Следовательно, злаковые компоненты положительно влияют на продуктивность бобовых растений.

Наблюдения показали, что с понижением интенсивности естественного освещения значительно уменьшается содержание углеводов в листьях растений, снижается и содержание хлорофилла в листьях I яруса. Затенение растений привело к снижению водоудерживающей способности листьев клевера. Полученные данные о физиологических особенностях клевера являются особенно ценными, так как физиология луговых растений сравнительно мало изучена.

Интересный материал приводится в разделе книги «Влияние продолжительности дня на рост и развитие клевера красного и люцерны посевной». Данные автора показывают, что продолжительность дня сильно влияет на форму куста и на развитие клевера. Если при естественной длине дня клевера различного географического происхождения (местный, боровичский, мезенский и краснодарский) в год посева перешли в генеративную фазу развития, то опытные растения в течение всего вегетационного периода оставались в фазе прикорневых розеток. Вместе с тем выяснено, что клевера различного географического происхождения на длину дня реагировали далеко не одинаково. Продолжительность дня оказала влияние и на такое важное физиологическое свойство растений, как зимостойкость. Наиболее высокую зимостойкость местный, боровичский и мезенский клевера проявили при 10-часовом дне. Перезимовка указанных клеверов была стопроцентная.

Приходится сожалеть, что люцерна посевная изучалась менее глубоко и всесторонне, чем клевер. Поэтому приведенные о люцерне данные носят отрывочный характер и не дают полной картины о ее эколого-биологических и эколого-физиологических особенностях в условиях Ленинградской области.

Большой теоретический и практический интерес представляют данные о последействии короткого дня на рост, развитие и продуктивность клевера и люцерны. Последействие выразилось в увеличении числа побегов, в более высокой продуктивности растений и в лучшей их перезимовке. Это показывает, что наиболее важное значение имеют условия роста и развития растения в 1-й год жизни, когда оно обладает наиболее высокой реактивностью.

Один из разделов книги посвящен изложению материала об особенностях роста и развития многолетних кормовых злаков в условиях различной продолжительности дня. В нем приводятся экспериментальные данные о влиянии короткого дня на рост, развитие и продуктивность тимофеевки луговой, ежи сборной, костра безостого и мятлика лугового. Автором совершенно правильно подобран видовой состав луговых злаков, включающий представителей разных биологических групп — рыхлокустовых, короткокорневищных и длиннокорневищных, яровых и озимых растений.

Наиболее подробно излагается материал по влиянию продолжительности дня на рост, развитие и продуктивность тимофеевки луговой. Установлено, что сокращение продолжительности дня задерживает развитие растений, они в течение всего 1-го года жизни остаются в вегетативном состоянии, но образуют побегов в 2 раза, а листьев в 4 раза больше, чем растения при естественной длине дня.

Установлен важный факт, что озимые луговые злаки, произрастающие в течение июня при коротком дне, уже в 1-й год жизни переходят в генеративную фазу развития. При этом у овсяницы цветущие растения составили 50%, у ежи — 38.5, а у костра 100%. Только мятлик луговой остался в вегетативном состоянии.

Под влиянием сокращенного дня увеличивается интенсивность кущения, повышается количество листьев, возрастает число соцветий и вес массы растения. Весьма ценно, что наблюдения за ростом и развитием растений проводились автором в течение длительного периода времени — на протяжении 5 лет. Исследуя ход роста и развития луговых злаков, автор не ограничился наблюдениями за макроскопическими морфологическими изменениями растений, изучалось также состояние конуса нарастания побегов в осенний период. Установлено, что овсяница, костер, ежа и мятлик уходят в зимовку с недифференцированным конусом нарастания.

Вместе с тем оказалось, что у растений, произраставших в течение июля при коротком дне, конус нарастания перешел к дифференциации, начал формировать зачаточное соцветие. Переход опытных растений к формированию оси соцветия наблюдался у костра и ежи, причем процесс дифференцировки конуса нарастания имел место спустя 2 недели после перенесения растений в условия с естественной длиной дня.

Значительный интерес представляют данные автора по содержанию хлорофилла в листьях луговых злаков. Наиболее высокий процент хлорофилла имеет ежа, несколько меньший — тимофеевка луговая. Показано, что с возрастом растений содержание хлорофилла уменьшается. В 1-й год жизни злаков у опытных растений содержание хлорофилла было несколько выше, чем у контрольных. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях луговых злаков по мере роста и развития растений увеличивается.

Последний раздел книги содержит материал об изменении морфологического строения луговых злаков и бобовых, вызванного условиями внешней среды. Показано, что различный световой режим приводит к существенным изменениям вегетативных и особенно генеративных органов луговых злаков. Ежа сборная при укороченном дне образует добавочные соцветия на одном побеге, формирует ветвистые метелки, а цветочные чешуи приобретают форму листьев.

Большая оригинальная работа Корякиной не лишена некоторых недостатков, кроме уже отмеченных. Книга посвящена проблеме роста и развития многолетних кормовых растений, поэтому следовало бы дать определения понятий «рост» и «развитие». Однако таких определений автором не приводится. В исследованиях по выявлению особенностей роста и развития луговых растений необходимо выявлять и особенности формирования и роста корневой системы. Однако в книге Корякиной материал о корневой системе луговых растений совершенно отсутствует. Сравнительно мало в работе практических выводов и рекомендаций, хотя экспериментальный материал дает полное основание сделать такие выводы и рекомендации.

Отмеченные недостатки не снижают научной и практической ценности оригинальной работы Корякиной. Она посвящена разработке актуальной и еще мало исследованной проблемы, выявлению закономерностей роста и развития многолетних растений. Выполнены трудоемкие многолетние наблюдения. Получен большой экспериментальный материал, которому дан анализ с широким использованием отечественной и зарубежной литературы.

Работа Корякиной содержит важные теоретические выводы и обобщения об онтогенезе многолетних кормовых растений и о взаимоотношениях последних с условиями внешней среды.

Книга весьма полезна для морфологов, экологов, физиологов растений, луговедов и луговодов. Приходится только сожалеть, что издана она таким незначительным тиражом — всего лишь 900 экземпляров.

П. В. Лебедев.

Уральский государственный
университет им. А. М. Горького.

(Получено 15 I 1965).

ТОМ 50 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1965, № 8

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.162.1 : 582.5/.9

М. Д. Иоффе и Г. Я. Жукова

КУЛЬТУРА ИЗОЛИРОВАННЫХ ЗАРОДЫШЕЙ ПОКРЫТОСЕМЯННЫХ РАСТЕНИЙ НА ИСКУССТВЕННОЙ СРЕДЕ

С 1 рисунком и 1 таблицей рисунков

Проблема выращивания зародышей растений на искусственной среде является частью одного из интереснейших направлений экспериментальной биологии, а именно искусственного культивирования растительных и животных тканей и клеток. Возможность решать при помощи этого метода самые различные вопросы привлекает к нему исследователей, работающих во многих областях биологии, а непрерывно продолжающееся совершенствование методики раскрывает новые перспективы ее использования. Опубликованная в 1953 г. «Библиография исследований по культуре тканей, 1884—1950» (Murray a. Kopech, 1953) уже включала не менее 15 000 ссылок на 1035 журналов, освещающих достижения различных отраслей биологии, полученные с помощью этого метода: общей физиологии и физиологии клетки, биохимии, анатомии и эмбриологии растений и животных, патологии, вирусологии, онкологии и др. Перед каждой из перечисленных отраслей биологии стоят свои задачи, и решению многих из этих задач способствует методика культуры тканей.

Большой интерес представляет методика культуры тканей и для исследований в области эмбриологии растений. Так, наблюдения над прорастанием in vitro пыльцевых трубок сыграли большую роль в решении многих теоретических и практических вопросов. В самом начале XX в. появились первые работы по культивированию in vitro зародышей покрытосемянных растений. Очень скоро стала ясна перспективность этого направления, особенно для решения некоторых вопросов, связанных с селекцией растений и другими задачами растениеводства. Большие надежды возлагаются на этот метод и для решения морфогенетических проблем, однако в этом отношении экспериментирование в области эмбриологии растений значительно отстает от экспериментирования в области эмбриологии животных, и только большие успехи, достигнутые за последнее время рядом исследователей по культуре растительных тканей и отдельных клеток, позволяют оптимистически смотреть на возможность использования метода культивирования зародышей in vitro для решения вопросов, связанных с дифференциацией и морфогенезом.

Наиболее полным обзором работ по культивированию зародышей растений на искусственной среде является сводка Раппопорта (Rappoport, 1954), однако прошедшие со времени ее опубликования 10 лет внесли много нового в эту область исследования. Из последних работ, кратко суммирующих данные по этому вопросу, следует указать на обзорную статью Сандерс и Цибур (Sanders a. Ziebur, 1963).[1]

Анализируя довольно обширную литературу по выращиванию изолированных зародышей на искусственной среде, можно для удобства обсуждения разделить все рассматриваемые в ней вопросы на 3 группы.

К первой группе относятся вопросы методического характера — разработка способов извлечения зародышей, предохранения их от инфекций и культивирования на искусственных средах. Сюда входит изучение действия как отдельных факторов, так и всего их комплекса, оказывающего то или иное влияние на развитие изолированных зародышей. В случаях, когда исследователь задается целью создать искусственную среду для развития зародыша, находящегося на самых ранних этапах его существования, задача превращается в весьма сложную проблему самостоятельного значения.

Ко второй группе вопросов относятся исследования, в которых делаются попытки вырастить зародыши, взятые на самых ранних стадиях развития в целях решения морфогенетических проблем. Хотя в этой области уже сейчас имеются значительные успехи, однако возможность контролирования формирования и дифференциации зародыша на начальных фазах его развития в искусственных условиях является еще вопросом будущего. Он встречает серьезные препятствия, связанные с крайней чувствительностью зародыша к колебаниям условий среды и восприимчивостью его к инфекции, а также с незнанием всех тех факторов, которые могли бы обеспечить нормальную дифференциацию тканей зародыша в искусственных условиях.

---

[1] Недавно была опубликована еще одна сводка по этому же вопросу (Narayanaswamy S. a. K. Norstog, Bot. Rew., v. 30, № 4, 1964), которую мы не могли использовать, так как настоящий обзор находился уже в печати. Авторы обобщили в ней материал не только по культуре зародышей покрытосемянных растений, но и по культивированию зародышей папоротников и голосемянных.

К третьей группе относится большой круг вопросов, обусловленных запросами растениеводства. Так, метод культуры зародышей уже сейчас довольно широко привлекается к разрешению ряда практических задач. Одной из таких задач является преодоление периода покоя семян путем проращивания зародышей, изолированных от других тканей семени. Такая возможность приобретает особенно большое значение в селекционной работе, ибо потребность многих семян в периоде покоя весьма удлиняет время, нужное для выведения нового сорта.

К этой же группе вопросов следует отнести и возможность преодоления методом культуры зародышей так называемой соматопластической стерильности, часто имеющей место при отдаленной гибридизации. Путем извлечения зародышей и воспитания их на искусственной среде удается в ряде случаев преодолеть тот барьер, который создают для их развития соматические ткани. Часто недоразвитие зародыша, а вместе с тем и преждевременное опадение плодов происходит также при скрещивании внутри одного вида, например при гибридизации рано созревающих сортов косточковых плодовых с поздно созревающими сортами. Использование культуры зародыша позволяет получить проростки, а затем и полноценные растения от таких скрещиваний и тем самым помогает выводить новые сорта с нужными селекционеру свойствами.

В сельскохозяйственной практике метод культуры зародышей используется в настоящее время также для определения жизнеспособности семян и при решении некоторых других вопросов.

Во всех этих случаях экспериментатор имеет дело с зародышами зрелыми или во всяком случае прошедшими на материнском растении основной путь своего развития.

Выделение вышеперечисленных трех групп вопросов несомненно является искусственным. Эксперименты, связанные с разрешением чисто методических вопросов, одновременно представляют и материал для познания какой-либо из сторон развития зародыша, перенесенного в искусственно созданные условия. Точно так же любое исследование, направленное на изучение формирования зародыша в культуре, во всех случаях вносит что-то новое и в саму методику исследования. Зависимость между различными целями исследования легко обнаруживается при рассмотрении истории внедрения этого экспериментального метода. Если приложение метода культивирования зародышей к решению ряда практических задач стало возможным благодаря большой исследовательской работе, проводимой по его совершенствованию в течение последних 50 лет, то сама разработка этого метода получила размах только после того, как была показана возможность его использования в практических селекционных целях.

I. Методика культивирования зародышей in vitro

Разрешение всех вопросов, стоящих перед проблемой культивирования зародышей растения, во многом зависит от умения управлять развитием, т. е. от создания такой искусственной среды, которая дала бы возможность зародышу закончить свое формирование и перейти к прорастанию. Поэтому любые усовершенствования в методике выращивания зародышей приобретают большое значение. Подбор среды для выращивания зрелых зародышей или зародышей, близких уже к завершению их эмбрионального развития, не встречает больших затруднений. Так, Лайбах (Laibach, 1925, 1929) выращивал далеко не созревшие еще зародыши даже в простом растворе сахара. В таких случаях главным для успешного выращивания является требование стерильности — предохранение зародыша от заражения микроорганизмами, что является также весьма трудным делом. Предохранить зародыш от инфекции бывает тем более затруднительно, чем меньше его возраст, так как на более ранних этапах своего развития он более подвержен различным заболеваниям. Помимо этого, ясно, что зародыш, находящийся в ранней фазе своего развития, является более требовательным к тем условиям выращивания, которые ему предоставляют взамен условий материнского организма.

Методические рекомендации, связанные с культивированием растительных тканей in vitro, приводятся в целом ряде специальных руководств, в том числе и в превосходной сводке Р. Г. Бутенко (1964). Однако мы позволяем себе довольно подробно остановиться на этом вопросе только потому, что сделали попытку отобрать такие методические приемы, которые специфичны для работы с культурой зародыша.

1. Способы стерилизации инструментария и «живого материала». Очень сильным ограничивающим фактором при культивировании зародышей in vitro являются бактериальные и грибные заражения. Стерилизация рабочего места и инструментария не представляет большой сложности, способы ее подсказаны микробиологической практикой. Инструментарий стерилизуется либо сухим горячим воздухом, либо ополаскиванием в крепком спирте с последующим обжиганием в пламени спиртовки. Хорошо себя зарекомендовало и автоклавирование. которое очень широко применяется в настоящее время для стерилизации сред. Поскольку этот метод, несмотря на все свои достоинства, не лишен отдельных недостатков, начались поиски других способов стерилизации. К ним относится использование стерилизующих свойств гамма-лучей (Govila, Rao a. Iyer. 1963).

Сложнее дело обстоит со стерилизацией «живого материала», а именно объектов исследования. Все имеющиеся в настоящее время в распоряжении исследователей асептические средства являются очень сильнодействующими и, что самое главное, действующими не избирательно — они губительны не только для инфекционного начала, но и для самого культивируемого объекта. Поэтому основным правилом, которому следуют экспериментаторы, является стерилизация плодов и семян, из которых уже в асептических условиях извлекаются зародыши. Наиболее распространенными асептическими средствами для стерилизации «живого материала» являются: этиловый спирт с последующим обжиганием в пламени спиртовки, гипохлорит кальция и натрия, хлорная известь и сулема. Концентрация их и длительность обработки зависят от объекта. Плоды, особенно если они имеют твердую оболочку, можно стерилизовать либо путем погружения в насыщенный раствор гипохлорита кальция на 20 минут, либо путем промывания в крепком спирте с последующим обжиганием в пламени спиртовки и трехкратным ополаскиванием стерильной дистиллированной водой. Более нежные плоды, а также семена обрабатываются более мягкими растворами стерилизующих средств.

2. Изоляция зародышей и способы выращивания их в культуре. Успех культуры зародышей зависит не только от создания наиболее подходящих условий для роста in vitro, но и от удачного извлечения их без повреждения.

Необходимыми инструментами при изоляции служат бинокулярная лупа (ввиду малых размеров объекта, особенно если работа ведется с молодыми, недозрелыми зародышами), анатомические и глазные ланцеты, пинцеты, препаровальные иглы. Практикуется также и выдавливание зародышей из семени; последнее помещают между предметным и покровным стеклами и легким давлением на покровное стекло нарушают семенную кожуру и освобождают зародыш, иногда вместе с эндоспермом. Вся процедура извлечения зародышей ведется в стерильных условиях.

За изоляцией следует перенесение зародышей в контейнеры с предварительно простерилизованными средами. Культуральные контейнеры должны удовлетворять многим требованиям, таким как доступность питательных веществ среды объекту, благоприятная аэрация, защита нежных эмбриональных тканей от высыхания, длительное сохранение стерильных условий и т. д. Подробный обзор различных способов выращивания изолированных тканей, а также их критическую оценку можно найти в работах Уайта (White, 1949, 1954), Готре (Gautheret, 1959) и Бутенко (1964). Поэтому мы остановимся лишь на нескольких оригинальных или модифицированных методиках. Так, Стоукс (Stokes, 1952) предлагает оригинальную методику для стерильной культуры зародышей, которая, отличаясь простотой и возможностью свободных манипуляций, позволяет вести микроскопические наблюдения над объектом культуры. Объект, помещенный на предметное стекло, покрытое полоской фильтровальной бумаги (несколько превышающей размеры стекла), заключается в пробирку с 5 мл жидкой питательной среды. Стекло находится в пробирке почти в вертикальном положении, причем один его конец погружен в питательную среду. Все содержимое пробирки стерильно, и она закрыта ватной пробкой. Питательная среда всасывается фильтровальной бумагой и становится таким образом доступной культивируемому зародышу, который при этом имеет и свободный доступ воздуха. Обновление среды производится периодически путем перенесения предметного стекла в другую пробирку со свежей питательной средой. При таком способе культивирования наблюдение за ходом роста и развития зародыша и измерения могут вестись при помощи микроскопа с окуляр-микрометром без извлечения предметного стекла из пробирки.

Интересная методика выращивания описана также Хеллером (Heller, 1954). Она разработана на основе методики Готре (1942), модификация которой заключается главным образом в замене жидкого питательного субстрата желатинизированным. В его опытах среда, содержащая желатину, оказалась более благоприятной для роста культуры, чем жидкая. Хеллер считает, что, по-видимому, дело здесь в коллоидальной структуре желатинизированной среды, которая ближе к естественной среде, нежели жидкая фаза.

Другая группа исследователей считает, что культуру тканей лучше вести в жидкой среде, так как, по их мнению, скорость роста на уплотненной среде с желатиной или агаром может ограничиваться недостаточной скоростью диффузии питательных веществ через агар. При этом одни считают, что лучше культивировать объекты в погруженном состоянии (аэрация при этом обеспечивается непрерывным взбалтыванием), так как в отдельных случаях это обеспечивает более сильный и однородный рост (Caplin a. Steward, 1949), другие исследователи помещают их на специальных держателях с периодическим погружением объектов в жидкую среду (Lange a. Desjardins, 1957).

Вопрос о характере развития зародыша на искусственной среде в зависимости от способа культивирования — в погруженном состоянии или на поверхности среды, интересовал исследователей начиная с первых работ по культуре тканей. Дитерих (Dieterich, 1924) показал, что зародыши, не прошедшие еще в семяпочке всего пути своего эмбрионального развития и высаженные гипокотилем на питательную среду, не завершают своего развития в таких искусственных условиях, а сразу начинают прорастать. Автор предполагает, что это является результатом соприкосновения зародыша с воздухом, который действует как раздражитель. В случае. когда этого непосредственного соприкосновения с воздухом нет и зародыши культивируются, будучи погруженными в питательную среду, они не прорастают, пока не достигнут величины, нормальной для зародыша, развивающегося в естественных условиях, а иногда и значительно большей. Интересно, что в жидкой среде, использованной Уайтом (1932), результат культивирования зародышей был такой же, какой получил Дитерих, культивируя зародыши внутри агаровой среды. Зародыши, находясь в искусственно созданных для них условиях, нормально заканчивали свое эмбриональное развитие.

Хааген-Смит с сотрудниками (Haagen-Smith и др., 1945), выращивая незрелые зародыши кукурузы, отметили, что быстрый рост зародышей имел место только в тех случаях, когда зародыши помещались на поверхность агаровой среды, а не погружались внутрь ее, однако каков характер этого роста — авторы не указывают.

Таким образом, как показали работы целого ряда исследователей, оба способа выращивания изолированных тканей — в погруженном в жидкую среду состоянии и на поверхности полутвердой агаровой питательной среды, приемлемы и для культуры зародышей. Оба приема имеют как свои достоинства, так и свои недостатки. Так, при выращивании изолированных тканей в погруженном состоянии несомненно имеет место лучшее снабжение питательными веществами и удаление продуктов обмена. Однако в этом случае возникает проблема создания хороших условий аэрации. В то же время выращивание зародышей на поверхности агаровой среды, создавая хорошие условия аэрации, несет в себе ту опасность, что нежные эмбриональные ткани, которые в естественных условиях со всех сторон окружены питательным субстратом, in vitro оказываются в состоянии контакта с воздушной средой, вследствие чего возможно их подсыхание. Вот почему исследователями, работающими в области культуры тканей, предлагаются различные способы защиты нежных тканей от высыхания.

Моней (Mauney, 1961) сравнивал рост незрелых зародышей хлопчатника в самых различных условиях. Полное погружение зародышей в жидкую фазу даже при специальном улучшении аэрации приводило к немедленной гибели объектов. Самые хорошие результаты дало помещение зародышей в поверхностную влажную пленку на уплотненной агаровой среде. Автор считает, что нет необходимости каким-то образом специально создавать эту пленку. Для нормального роста зародыша в течение нескольких недель вполне достаточно жидкости, образующейся на внутренней поверхности пробирки и на поверхности агара при конденсации паров в процессе охлаждения после стерилизации. Необходимым условием при этом является помещение контейнеров с культурой в условия высокой влажности, что способствует задержке подсыхания объектов культуры и уменьшению испарения их сред.

Совершенно очевидно, что от свойств самого объекта в очень большой степени зависит и способ его выращивания, и в каждом отдельном случае следует тщательно подбирать наиболее подходящие условия.

Возвращаясь к вопросу о строгом соблюдении условий стерильности при работе с культурой зародыша следует отметить, что вопрос этот имеет два аспекта: важно не только создать условия стерильности, но и поддерживать их на протяжении довольно длительного времени. Микробиологическая практика показала, что ватные пробки являются достаточно надежной защитой от заражения спорами из воздуха. Для большей гарантии часто применяются целлофан и фольга, которыми обворачиваются ватные пробки. Ньюкомб и Кleland (Newcomb a. Cleland, 1946) предлагают отказаться от использования ватных пробок и сохранять стерильные условия культуральных колб, накрывая их перевернутыми сосудами. Более надежную защиту представляют собой контейнеры с наглухо завинчивающимися пробками (Withner, 1955). Такая методика, исключающая всякий газообмен с внешней средой, потребовала постановки дополнительных опытов по проверке условий аэрации внутри контейнеров. Эти опыты показали, что рост культур в плотно закрытых контейнерах, проходил так же хорошо, как и в колбах, сообщающихся с воздухом внешней среды. Культуры оставались в хорошем состоянии в течение 20 месяцев и даже больше. Подобная методика хороша тем, что надежно защищает культивируемые объекты от высыхания. Еще лучше достигается это применением методики Кэплина (Caplin, 1959), которую автор рекомендует для консервирования растительных тканей. Если для некоторых специальных целей важно бывает сохранить культуры жизнеспособными в течение длительного времени, то Кэплин предлагает заключать их в слой минерального масла на поверхности агара. Им было выяснено, что даже длительное пребывание растительных тканей в масле (в течение года) не оказывает отрицательного влияния на дальнейший их рост в нормальных условиях.

3. Неорганический состав питательной среды. В настоящее время имеется большое количество рекомендаций относительно минерального состава питательных сред для культивирования зародышей. Наиболее употребительные из известных рецептов сведены Раппопортом (1954) в таблицу, которая дает наглядное представление о различии в их составе. Специально останавливается Раппопорт на характеристике солей железа, указывая на преимущества лимоннокислого железа перед ранее применявшимися солями — сернокислым и фосфорнокислым железом. В настоящее время эта соль стала наиболее употребительной в качестве источника железа в условиях культуры.

Относительно роли отдельных минеральных элементов в составе культуральных сред данных очень мало. Из специальных исследований Хеллера (1954) известно, что отсутствие в питательной среде любого из макроэлементов (калия, азота, серы, фосфора, кальция, железа и магния) приводит к явлению недостаточности, которое выражается в замедлении ростовых процессов и в конечном счете в некрозе. Он наблюдал также типичную недостаточность в случае низкого содержания в среде некоторых микроэлементов (цинка, бора, меди, марганца). В отношении других микроэлементов ясности пока нет. Раппопорт в своей сводке приводит интересную работу Болла и Стрита (Boll a. Street, 1951), в которой показано, что для более определенных выводов относительно роли микроэлементов для роста зародышей в условиях культуры необходима постановка специальных опытов с минеральными солями, очищенными особым образом, в обычно же применяемых солях эти элементы, по-видимому, присутствуют в виде примесей, достаточных для нормального роста и развития, что и маскирует эффект от дополнительного их применения.

Очевидно, что минеральный состав среды должен быть тщательно подобран в отношении составляющих его элементов в зависимости от объекта культуры (Withner, 1959; Mauney, 1961). Так, Моней, учитывая большую чувствительность проростков хлопчатника к содержанию кальция в почве, увеличил содержание кальция в питательной среде для незрелых зародышей хлопчатника, что дало очень хорошие результаты.

4. Органический состав «питательной среды». В искусственной среде, подбираемой для культивирования зародышей, наиболее важную роль играет ее органический состав: углеводы, азотсодержащие органические соединения, вещества, стимулирующие рост, и т. д. Выяснению роли этих компонентов питательной среды для роста и развития изолированных зародышей уделяется очень большое внимание. Однако до сих пор остается еще много неясного и противоречивого при анализе получаемых результатов, что связано в какой-то степени с различной реакцией на те или иные вещества зародышей растений различного систематического положения, а также зародышей различного возраста.

Наиболее совпадающими являются данные относительно углеводного состава питательной среды. Сахара необходимы как субстрат для углеводного обмена, а также для поддержания осмотического давления среды. Было изучено влияние на рост и развитие зародышей как моно-, так и дисахаров (Doerpinghaus, 1947; Lee, 1952; Rijven, 1952; Avery и др., 1959) и даже полисахаридов — крахмала (Karstens и др., 1960). Оказалось, что в подавляющем большинстве случаев зародыши лучше всего растут в присутствии сахарозы (Van Overbeek и др., 1944; Doerpinghaus, 1947; Rijven, 1952; Mauney, 1961 г.), хотя в отдельных случаях, в зависимости от объекта, не менее хорошие результаты дают глюкоза и фруктоза (Tukey, 1934; Steinberg, 1947а; Avery и др., 1959; Withner, 1959).

Из других исследованных сахаров хорошим углеводным субстратом для поддержания культуры незрелых зародышей осоки (Lee, 1952) и молодых зародышей дурмана (Van Overbeek и др., 1942) оказалась декстроза, для орхидных — мальтоза (Wynd, 1933, цит. по Withner, 1959). В то же время для большинства других объектов мальтоза и декстроза были инертными. Маннит и лактоза во всех исследованных случаях оказались совершенно неактивными в качестве источников углерода (Lee, 1952; Avery и др., 1959). Галактоза, которая утилизируется зародышами *Ginkgo biloba* (Ball, 1959), оказалась токсичной для изолированных корней томатов и пшеницы (White, 1940; Burström, 1948; Farkas, 1954), для проростков табака (Steinberg, 1947а) и для зародышей *Lupinus luteus* и *Brassica oleracea* (Hoffmannowa, 1962 [цит. по Czosnowski, 1962б], 1964).

Относительно концентрации сахаров можно сделать вывод, что зародыши, извлеченные из семяпочек и культивируемые на искусственной среде, на ранних фазах развития нуждаются в большей концентрации углеводов, чем зародыши, продвинутые в своем развитии (Tukey, 1934, 1938; Lammerts, 1942; Van Overbeek и др., 1944; Haagen-Smit и др., 1945; Sanders, 1947; Ziebur a. Brink, 1951; Rijven, 1952; Rietsema и др., 1953а, Szweykowska и др., 1959б). Здесь на первый план выступает свойство углеводов как осмотически активных веществ. Работами многих авторов показано, что, по-видимому, присутствия 2% углеводов в среде вполне достаточно для обеспечения зародыша на всех стадиях его развития энергетическим источником. При этом необходимая величина осмотического давления (меняющаяся на протяжении развития зародыша) должна регулироваться введением какого-либо осмотически активного вещества, инертного в отношении других физиологических свойств. Такими веществами могут служить маннит (Avery и др., 1959), лактоза (Veen. 1963).

Ритсема с сотрудниками (Rietsema и др., 1953а) показали, что для успешного культивирования молодых зародышей дурмана (0.15 мм длины) необходима концентрация сахарозы порядка 8—16%, а более подвинутых (1.2 мм) достаточна концентрация 0.1%. При этом важно учесть еще одно обстоятельство — концентрация углеводов имеет большое значение и на более поздних стадиях развития зародышей — для правильного становления соотношения стебель/корень у молодых проростков. Показано, что более высокие концентрации сахаров способствуют развитию корневой системы проростков, низкие концентрации сахаров приводят к более сильному развитию побегов (Rietsema и др., 1953а; Honma, 1955).

Менее ясно значение различных азотсодержащих органических соединений, в том числе аминокислот, входящих в состав питательных сред. Известно, что зародыши, как и другие культивируемые ткани и органы растений, могут ассимилировать неорганический азот в виде нитратов, нитритов или солей аммония (Sanders a. Burkholder, 1948; Rijven, 1958; Szweykowska, 1959). Правда, в литературе имеются указания, что ионы нитратов уменьшают эффект гидролизата казеина или глутамина на очень ранних стадиях развития зародыша (Paris и др., 1953), а будучи единственным источником азотного питания для молодых зародышей исследованных видов *Primulaceae* и *Cruciferae* они вообще не дают ростовой реакции (Rijven, 1958) в противоположность l-аланину, l-глутаминовой кислоте и l-глутамину. Однако это сообщение требует еще экспериментального подтверждения.

Сандерс и Баркхолдер (Sanders a. Burkholder, 1948), основываясь на своих экспериментальных данных, высказывают следующее предположение о роли аминокислот для роста зародышей в культуре. Метаболизм растения и его отдельных частей, способных синтезировать органические азотсодержащие соединения, по-видимому, нарушается при избытке этих веществ во внешней среде. Для изучения влияния аминокислот на рост при наличии неорганического азота в среде надо культивировать такие растительные ткани, органы и зародыши, которые способны утилизировать аминокислоты среды сверхсинтезируемых. Галловая опухоль подсолнечника (Riker a. Gutsche, 1948) и зародыши орхидных (Withner, 1942; Spoerl, 1948) при наличии внешнего источника неорганического азота синтезируют необходимые им аминокислоты с такой же скоростью, с какой используют их в своем обмене. Поэтому, очевидно, они и не нуждаются в дополнительном притоке аминокислот. Иное дело в случае верхушек стебля *Asparagus* (Galston, 1948), кончиков корней томата (White, 1939), незрелых зародышей ячменя (Kent a. Brink, 1947) и незрелых зародышей дурмана. Эти объекты, по-видимому, в своем метаболизме используют аминокислоты быстрее, чем синтезируют некоторые из них. Возможно, что in vivo этот дефицит покрывается за счет поступления недостающих веществ из других частей растения. In vitro необходимо в подобных случаях создать внешний источник недостающих аминокислот, т. е. добавить их в среду.

Работа Сандерс и Баркхолдера (1948) интересна и в другом отношении. Авторы обратили внимание на работу Кента и Бринка (Kent a. Brink, 1947), которые отметили, что гидролизат казеина (аминокислотный комплекс) продлевает зародышевый рост in vitro, препятствуя преждевременному прорастанию незрелых зародышей *Hordeum* в культуре. Опыты Сандерс и Баркхолдера показали, что это свойство гидролизата казеина, возможно, является «универсальным» — молодые зародыши *Datura*, извлеченные на «предсердечковой» и ранней «сердечковой» стадиях (0.1—0.25 мм), будучи перенесены на основную питательную среду (неорганические соли, микроэлементы, витамины, сахара). при добавлении гидролизата казеина даже в небольшой концентрации продолжали свой эмбриональный рост, проходя почти нормальные стадии дифференциации.

Чтобы определить «активное начало» гидролизата казеина, эти исследователи выращивали зародыши *Datura* на средах, содержащих смеси аминокислот или отдельные аминокислоты. Концентрации аминокислот давались в соответствии с аминокислотным анализом гидролизата казеина, произведенным Харроу (Harrow, 1946). Аминокислоты были разделены на 2 группы по 10 аминокислот в каждой: смесь A (аминокислоты, способствующие росту в определенных условиях — White, 1939; Burkholder, Castle a. Smith, 1948; Riker a. Gutsche, 1948; Spoerl, 1948) и смесь B (аминокислоты инертные или ингибирующие). Добавление в среду обеих смесей приводило к результатам, аналогичным результатам с гидролизатом казеина. Это дало авторам основание приписать эффект, полученный от добавления гидролизата казеина, его аминокислотам. Добавление одной смеси B не усиливало роста. Добавление одной смеси A при культивировании *Datura inoxia* давало результаты, аналогичные результатам, полученным с полной смесью (A+B), и показало тем самым, что стимулирующим действием обладают не все аминокислоты, а только входящие в группу A. С другой стороны, рост зародышей *Datura stramonium* на основной среде со смесью A был вдвое меньшим, чем на среде с полной смесью (A+B), т. е. здесь благоприятный эффект оказало какое-то взаимодействие аминокислот обеих смесей.

Испытание отдельных аминокислот и неполных их смесей показало, что их действие зависит от вида испытываемого растения, от концентрации аминокислот и от сочетания последних. Кроме того, во всех случаях эффект был меньшим по сравнению с действием гидролизата казеина и полной смеси аминокислот.

Харрис (Harris, 1953) изучал действие 12 аминокислот на изолированные зародыши овса. Оказалось. что 11 из них, добавленные в среду по отдельности, были ингибиторами роста корней при прорастании, исключение составил аргинин. Автор приводит интересные примеры значения взаимодействия аминокислот. Оказалось, что добавление аминокислот попарно значительно снижало ингибирующий эффект, полученный при применении одного из компонентов пары — самого сильнодействующего. То же самое отметил и Стейнберг (Steinberg, 1947a). В его опытах dl-изолейцин дал наиболее характерные отклонения от нормы, вызвав признаки известного заболевания табака — фузариозного увядания. Если же эта аминокислота добавлялась в среду вместе с какой-либо другой аминокислотой. резко менялась реакция проростка — появлялись иные морфологические изменения.

Данные о морфогенетическом эффекте, вызываемом аминокислотами, приводятся в работах многих исследователей (Steinberg, 1947a, 1949; Sanders a. Burkholder, 1948; Miettinen, 1959; Allsopp, 1964). Отдельными авторами показано, что для определенных смесей аминокислот и для отдельных аминокислот характерны определенные, обусловливаемые ими типы дифференциации. Сандерс и Баркхолдер считают, что, по-видимому, в естественных условиях существует какое-то равновесное соотношение аминокислот, которое не является постоянным и меняется в процессе развития, что оказывает влияние на рост и дифференциацию тканей. Стейнберг (1947a) также считает, что некоторые проблемы дифференциации тесно связаны с метаболизмом аминокислот и что изменения в соотношении аминокислот являются также основой возникновения морфологических признаков определенных болезней растений.

Таким образом, как видно из вышеприведенных работ, попытка выделить какую-либо одну аминокислоту из смеси как наиболее эффективное начало не увенчалась успехом, — ни одна из исследованных аминокислот не была по своей эффективности эквивалентна смеси.

Тем не менее многие исследователи не оставили попыток выяснить действие отдельных аминокислот. Из многих апробированных аминокислот наиболее эффективным оказался глутамин. Он благотворно воздействует на рост изолированных зародышей, даже будучи единственным источником азотного питания. Правда, его влияние не идентично эффекту гидролизата казеина (Rijven. 1952, 1955, 1956; Paris и др., 1953; Avery и др., 1959; Norstog a. Smith, 1963). Рийвен (Rijven) в целом ряде работ показал, что глутамин оказывает благотворное влияние на рост недозрелых зародышей всех 12 видов растений, культивируемых им in vitro (изучались представители 9 семейств, принадлежащих к 7 порядкам, 2 из которых однодольные), причем в довольно большом диапазоне концентраций, вплоть до 600 мг/л. Этот автор утверждает (1952), что глутамин может превосходить полную смесь аминокислот при сохранении эквивалентных количеств азота. Автор считает, что синтез белков даже в самых молодых зародышах может проходить неограниченно при условии, если глутамин является единственным источником азота в среде.

Как показали работы Рийвена (1956), аспарагин оказался менее универсальным в качестве источника азота по сравнению с глутамином — в концентрации 10 мг/л он стимулировал рост, но при более высоких концентрациях становился ингибитором, правда, не во всех случаях одинаково. Так, например, при культивировании молодых 10-дневных зародышей кукурузы аспарагин оказался прекрасным дополнением к культуральной среде (Haagen-Smit и др., 1945), в то время как во многих других случаях, приводимых Рийвеном (1956), аспарагин оказывался ингибитором. Вместе с тем Рийвен считает, что пока нет оснований думать, что глутамин по своим свойствам превосходит все аминокислоты смеси, хотя и влияет весьма благоприятно на выращивание зародышей *Capsella bursa-pastoris*, культивируемых со стадии «торпеда» (Rijven, 1955).

Помимо приведенных работ, имеется еще целый ряд исследований, в которых делались попытки идентифицировать токсичные и стимулирующие аминокислоты (Audus a. Quastel, 1947; Steinberg, 1947a; Wright a. Srb, 1950; Harris, 1953; Fries, 1955. 1960). Оказалось, что эти свойства аминокислот не абсолютны. Так, например, глутаминовая кислота не оказывает никакого токсического действия на рост корней проростка кресс-салата (Audus a. Quastel, 1947) вплоть до самых высоких концентраций порядка 1 г/л. Имеется даже намек на стимуляцию при самых низких концентрациях порядка 1 мг/л. В то же время она оказалась ингибитором для зародышей овса (Harris, 1953) и не дала никакого эффекта при культивировании зародышей *Datura stramonium* (Paris и др., 1953). Можно привести много подобных примеров. Интересным выводом из этих работ является то, что торможение, вызванное действием одной аминокислоты, может быть снято ее антагонистом или несколькими антагонистами. Стейнберг (1947a) проследил действие 24 аминокислот на проростки табака. Все апробированные аминокислоты оказались токсичными (среди исследованных аминокислот не было глутамина). Наименее токсичными в данном случае оказались аргинин солянокислый, l-цистин и dl-орнитин солянокислый. Большинство аминокислот продолжали оставаться токсичными даже при большом разведении (от 200 до 50 мг/л). Стейнберг считает, что вредное действие аминокислот объясняется не высокой кислотностью среды при этом, а какими-то свойствами аминокислот, так как многие аминокислоты давали кислотность среды, подобную кислотности контроля (pH=4.51), но оставались при этом токсичными.

Приведенные литературные данные относительно токсичности большинства отдельных аминокислот, очевидно, подтверждают вывод Сандерс и Баркхолдера (1948) о каком-то взаимодействии аминокислот в смеси, которое снимает токсичность и дает положительный эффект при культивировании изолированных зародышей. В чем заключается это взаимодействие, пока остается неизвестным. Что касается состава и соотношения аминокислот в смеси, то пока хорошие результаты дали смеси, составленные на основании анализа гидролизата казеина (Harrow, 1946) и глобулинов зрелого семени (эдестина) (Lugg, 1949, цит. по Rijven, 1952).

Итак, применение аминокислот в питательной культуральной среде только в том случае может дать хорошие результаты, если будет учтен целый ряд обстоятельств: физиологические особенности культивируемых объектов, тип обмена (Sanders a. Burkholder, 1948), возраст тканей (Sanders a. Burkholder, 1948; Spoerl, 1948; Paris и др., 1953), вид и даже генетические линии (Sanders a. Burkholder, 1948; Wright a. Srb. 1950), концентрации аминокислот и их взаимодействие. Вот почему не может быть готовых рецептов в отношении применения аминокислот в качестве компонентов питательной среды (как, впрочем, и в отношении применения других компонентов). Каждый отдельный случай требует тщательного изучения физиологических особенностей объекта и только при этом условии можно ожидать положительных результатов.

Наличие аминокислот в составе питательных сред, насколько можно судить на основании анализа литературных данных, важно не только для нормализации белкового обмена объектов культуры, но и для регулирования осмотических свойств среды.

Добавление к культуральной среде витаминов, как показали многочисленные исследования, приводит к различным результатам. В одних случаях наблюдается положительный эффект, в других либо не обнаруживается сколько-нибудь заметного эффекта, либо он оказывается отрицательным. Так, Ван Овербик, Конклин и Блексли (Van Overbeek, Conclin a. Blakeslee, 1942) отметили, что зародыши дурмана длиной 0.2—0.25 мм лучше росли на питательной среде, в которую были добавлены такие витамины как тиамин, пиридоксин, аскорбиновая и никотиновая кислоты. Исследования на зародышах гороха, лишенных семядоль (в которых накапливаются витамины. используемые при прорастании в естественных условиях), показали, что добавление в питательную среду тиамина, пантотеновой кислоты. никотиновой кислоты, аскорбиновой кислоты и биотина сказывается положительно на их росте и развитии (Kögl a. Haagen-Smit, 1936; Bonner a. Axtman, 1937; Bonner, 1938б; Bonner J. a. D. Bonner, 1938). Тиамин и пиридоксин способствуют также росту зародышей риса (Sircar a. Lahiri, 1956) и некоторых цитрусовых (Хурошвили, 1957).

Данные, свидетельствующие о том. что при культуре зародышей тиамин особенно благоприятен для формирования и роста корней (Kögl a. Haagen-Smit, 1936; Bonner a. Axtman, 1937; Lammerts, 1942) вполне согласуются с результатами опытов по культуре корней (Bonner, 1937, 1938а; White, 1937; Day, 1943).

Однако в литературе приводятся не менее многочисленные данные противоположного характера. Во многих случаях работы с культурой как зародышей, так и некоторых растительных тканей добавление целого ряда витаминов не дало никакого эффекта, а в отдельных случаях даже сказалось отрицательно (Merry, 1942; Smith, 1944; Sanders, 1950; Калинин, 1951; Rijven, 1952; Gorter, 1955; Paris, 1955; Хурошвили, 1957).

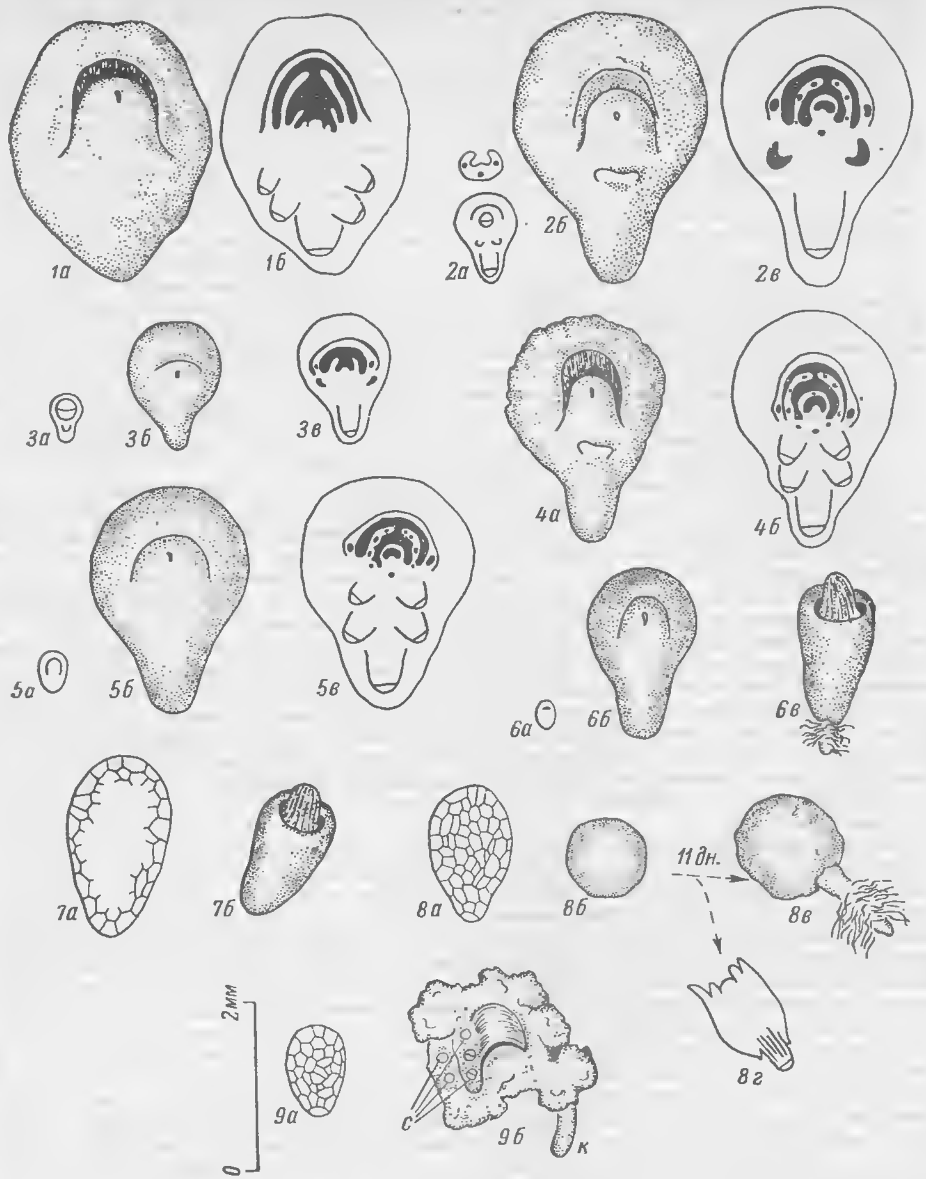
Недостаточно полны также и данные относительно влияния различного типа растительных гормонов (ауксинов, гиббереллинов и кининов) на культуру зародышей растений.

Ауксины являются естественными метаболитами, и в литературе накопился уже богатый фактический материал о присутствии ауксинов в семенах и особенно в эндосперме растений (v. Guttenberg a. Wiedow, 1952; Rietsema и др., 1953б; Tamaoki a. Ullstrup, 1958). Применение таких ростовых веществ как β-индолилуксусная кислота, α-нафтилуксусная кислота и 2.4-Д при выращивании в искусственных условиях зародышей растений дает самые различные результаты, что зависит от объекта исследования, от стадии его развития, от концентрации применяемого ростового вещества, от состава культуральной среды, в которую добавляется тот или иной ауксин, и от многих других причин (Rijven, 1952; Kruyt, 1952; Rietsema и др., 1953б; Furuya a. Soma, 1957; Tamaoki a. Ullstrup, 1958; Maheshwari a. Lal, 1961; Kuo a. Wang, 1963).

Наиболее интересной и обстоятельной работой по вопросу о действии различных ростовых гормонов на зародыши растений in vitro является работа Вина (Veen, 1963). Вин остановился на трех регуляторах роста — гиббереллиновой кислоте, кинетине и индолилуксусной кислоте. На основании анализа собственных и литературных данных этот автор пришел к следующим выводам. Гиббереллиновую кислоту и гетероауксин пока нет оснований считать какими-либо естественными факторами эмбриогенеза; гиббереллиновая кислота скорее является веществом, способствующим прорастанию, что же касается кинетина, то благодаря своему свойству стимулировать цитокинез он может существенным образом повлиять на характер роста молодых зародышей в искусственных условиях.

Приготовление даже очень сложных питательных смесей часто не дает положительных результатов, так как эти смеси, по-видимому, либо оказываются неполными, либо в чем-то другом не отвечают требованиям культивируемых объектов. Это касается в первую очередь самых «молодых» зародышей. Для преодоления подобных трудностей исследователи пытаются применить природные питательные субстраты, такие. как например кокосовое молоко. Первыми, кто предпринял эту попытку, были Ван Овербик, Конклин и Блексли (1941), которые поставили перед собой задачу вырастить в искусственных условиях «молодые» зародыши дурмана. Было сделано естественное предположение, что эндосперм семени является тем веществом, которое лучше всего способно обеспечить развитие зародышей. До этого уже были известны случаи выращивания зародышей в искусственных условиях с добавлением эндосперма того же растения (Li, 1934; Li a. Shen, 1934). Здесь же впервые был применен эндосперм растения, далекого по своему систематическому положению от культивируемого зародыша.

Вслед за этой работой, давшей блестящие результаты, появилась целая серия работ по применению кокосового молока для выращивания зародышей растений в искусственных условиях. Оказалось, что, хотя эндосперм кокосового ореха и не обладает универсальным действием (не дал положительных результатов при выращивании зародышей лилий [Skirm, 1942], *Solanum nigrum* [Hall, 1948], зародышей кукурузы [Haagen-Smit и др., 1945], ячменя [Ziebur a. Brink, 1951) и пастушьей сумки [Rijven, 1952]), но во многих случаях он дал прекрасные результаты (Choudhury, 1955б. 1955в — зародыши томата, Gorter, 1955 — зародыши цикламена, Mauney, 1961 — зародыши хлопчатника, Norstog, 1956 — зародыши ячменя [см. таблицу] и многие другие). Следует специально остановиться на работах Норстога и Цибура и Бринка. Работа проводилась с одним и тем же объектом — зародышами ячменя, но результаты оказались противоположными. Очевидно, такое расхождение можно отнести за счет применения исследователями кокосового молока в разных концентрациях: у Цибура и Бринка она не превышала 50%, у Норстога состав-



Схематизированное изображение развития зародышей ячменя in vitro (по Норстогу, 1961).

Полностью сформированный зародыш ячменя: *1а* — вид с поверхности, *1б* — вид зародыша после удаления оболочек зерновки, *2а* — извлеченный зародыш (1 мм); *2б* и *2в* — он же после культивирования в течение 14 дней на среде Уайта. *3а* — извлеченный зародыш (0.5 мм); *3б* и *3в* — он же через 14 дней на среде Уайта. *4 а* и *4б* — извлеченный зародыш (0.5 мм) через 14 дней на среде с 20% кокосового молока. *5а* — извлеченный зародыш (0.37 мм); *5б* и *5в* — он же через 21 день на среде с 20% кокосового молока. *6а* — извлеченный зародыш (0.25 мм), *6б* и *6в* — зародыши этого размера через 25 дней на среде с 20% кокосового молока (*б* — пример билатерально симметричного зародыша, *в* — пример радиально симметричного зародыша). *7а* — извлеченный шестидневный зародыш (185 μ); *7б* — он же через 25 дней на среде с 20% кокосового молока. *8а* — извлеченный пятидневный зародыш (125 μ); *8б* — он же через 14 дней на среде с 20% кокосового молока, дифференциации не происходит, в некоторых случаях у зародышей этого же размера уже через 11 дней культивирования наблюдалось заложение зачатка корня (*8г*) или зачатков корня и стебля (*8в*). *9а* — извлеченный четырехдневный зародыш (60 μ); *9б* — он же через 30 дней на среде с глутамином (400 мг/л) и 20% кокосового молока, образовалась каллусообразная ткань, на которой заложились один корневой (*к*) и пять стеблевых (*с*) примордиев.

ляла 90%. Таким образом, этот пример показывает, насколько критически следует подходить к получаемым результатам, прежде чем сделать окончательный вывод.

За серией работ по проверке свойств кокосового молока появились работы и по выяснению природы фактора, обеспечивающего кокосовому молоку благоприятное влияние на рост зародышей многих растений в искусственных условиях. Этот фактор за его действие был назван Ван Овербиком «зародышевым фактором». Хотя первоначальной мыслью исследователей было считать причиной биологической активности кокосового молока какое-то одно особое вещество, в настоящее время стало ясно, что кокосовое молоко представляет собою очень тонкую комбинацию способствующих росту факторов и действующих синергически веществ. В самом деле, все попытки идентифицировать это активное начало кокосового молока не привели еще к желаемым результатам. Несмотря на очень сложные манипуляции (экстрагирование и фракционирование по очень длинным схемам, осаждение, электродиализ осадка и. наконец, хроматографирование на бумаге), еще не удалось получить гомогенного продукта (Mauney и др., 1952). Пока установлены только отдельные свойства полученного конечного высокоактивного продукта (по данным Ван Овербика с сотрудниками [1944] этот продукт в 173 раза активнее исходного, по данным Моней с сотрудниками [1952] — в 4350 раз) — это термостабильное, растворимое в воде и не растворимое в некоторых органических растворителях (в эфире, бутиловом спирте, ацетоне, бензине и хлороформе) вещество органической природы, обладающее, по-видимому, основными свойствами (Van Overbeek и др., 1944; Mauney и др., 1952).

Стюард и Шанц (Steward a. Shantz, 1954) пошли по несколько иному пути. Они предприняли попытку выявить тот тип метаболического процесса, который стимулируется «фактором кокосового молока», изучая реакцию последнего на различные энзиматические ингибиторы. Оказалось, что этот «фактор» очень чувствителен к ингибиторам нитрофенольного ряда, которые нарушают процессы фосфорилирования. Хотя точное место приложения активности «фактора» еще не может быть установлено, авторы отмечают, что кокосовое молоко дает очень заметный стимул белковому синтезу в обработанном участке (исследования проводились на тканях моркови). Принимая во внимание тот факт, что не менее активные препараты получены и из других источников растительного происхождения (Matsubara, 1962) (хотя в некоторых случаях совершенно очевидно, что они имеют различную химическую природу), Стюард и Шанц считают, что в кокосовом молоке и других растительных экстрактах содержится целый ряд специфически активных веществ, стимулирующих клеточные деления в дифференцированных тканях. Это свойство проявляется веществами различной молекулярной структуры, но, возможно, обладающими теми же самыми функциональными группами.

Первоначальное предположение, что эффект кокосового молока вызывается веществами типа ауксинов, высказанное в 1944 г. Ван Овербиком с сотрудниками, в настоящее время оставлено (Kuo a. Wang, 1963). Ауксины имеются в составе кокосового молока; это показали и прямые химические анализы и косвенные доказательства. Известно, например, что кокосовое молоко в ярко выраженной форме тормозит развитие корней (Van Overbeek и др., 1942; Uttaman, 1949а, 1949б; Kuo a. Wang, 1963), стимулируя при этом развитие стебля и другие ростовые процессы — свойство, характерное для ауксинов в известных концентрациях (относительно высоких). Но опыты с различными ростовыми стимуляторами в большом диапазоне концентраций показали, что ауксины не дают того эффекта, который способно вызвать кокосовое молоко и многие другие его эквиваленты.

Установлено, что состав кокосового молока чрезвычайно сложен, в него, помимо ауксинов, входят сахара, свободные и связанные аминокислоты, нелетучие органические кислоты (с преобладанием яблочной кислоты), нуклеиновые кислоты. Риййвен (1952), который проделал большую работу по выявлению роли различных аминокислот в культуральной среде, склонен считать, что своим благоприятным действием на культивирование «молодых» растительных зародышей кокосовое молоко обязано аминокислотам, входящим в его состав в довольно больших концентрациях. Учитывая то обстоятельство, что все экстракты растительного происхождения (дрожжевой и солодовый экстракты, томатный сок и т. д.) способствуют продолжению эмбрионального типа роста зародышей (Norstog, 1956; Maheshwari a. Swamy, 1958) и что такому типу роста способствует также высокое осмотическое давление (см. стр. 1173), можно предположить следующее. Эти экстракты дают такой сильный эффект не только благодаря довольно полному комплексу входящих в него питательных, физиологически активных и энергетических веществ, но и благодаря высокому осмотическому давлению, которое создается его осмотически активными компонентами — сахарами и главным образом аминокислотами.

Это предположение вполне согласуется с мнением тех авторов (Steward a. Shantz, 1954), которые считают, что этот сложный и чрезвычайно тонкий комплекс, названный Ван Овербиком «зародышевым фактором», имеет в своем составе 2 основных класса веществ: 1) вещества, вызывающие пролиферацию или деление клеток, и 2) группа менее специфичных азотистых веществ. эффект которых частично замещается гидролизатом казеина или смесями известных аминокислот.

Каттер и Вильсон (Cutter a. Wilson, 1954) попытались дифференцировать влияние, оказываемое эндоспермом кокосовых орехов разных стадий развития на рост зародышей in vitro. Авторы пришли к выводу, что фактор, благоприятствующий росту зародышей, содержится в молоке лишь молодых кокосовых орехов; напротив, молоко зрелых кокосов тормозит рост культивируемых зародышей. Опыты велись с зародышами той же кокосовой пальмы и, естественно, перед авторами встал вопрос, какое значение имеет это затормаживающее действие зрелого эндосперма для развития зародыша в естественных условиях, т. е. на материнском растении. На основании результатов своих экспериментов Каттер и Вильсон пришли к заключению, что подобное влияние эндосперма зрелых кокосовых орехов связано, очевидно, с тем, что в нем содержатся какие-то факторы, индуцирующие состояние покоя.

Химический анализ эндосперма молодых и зрелых кокосовых орехов, проведенный Тьюлеки с соавторами (Tulecke и др., 1961) показал, насколько резко изменяется химизм кокосового молока с возрастом ореха. Изменения эти в особенно сильной степени касаются углеводного и аминокислотного состава эндосперма. Данные этого, к сожалению, очень неполного анализа показали, насколько целесообразнее применение молодого эндосперма.

Важным вопросом является также способ стерилизации кокосового молока и других растительных экстрактов. Целый ряд авторов (Blakeslee a. Satina, 1944; Van Overbeek и др., 1944; Solomon, 1949, 1950; Nitsch J. P. a. C. Nitsch, 1955; Norstog, 1956) говорят о резко отрицательном эффекте автоклавирования. При анализе причин этого явления высказываются различные мнения. Соломон (Solomon, 1949, 1950) предполагает, что, по-видимому, ингибирующий фактор формируется в самом экстракте в процессе автоклавирования. Ею было установлено, что он собирается в верхних слоях среды и своим присутствием маскирует наличие ростового фактора, который вновь проявляется при экстрагировании верхнего слоя эфиром. Супруги Нич пришли к выводу, что при автоклавировании сред, содержащих кокосовое молоко и другие растительные экстракты, повышается концентрация ауксинов, что неблагоприятно сказывается на ходе развития изолированных зародышей.

Однако в литературе имеется не меньше указаний на тот факт, что автоклавированные экстракты не теряют своих свойств (Mauney и др. 1952; Mauney, 1961; Kuo a. Wang, 1963; Halperin a. Wetherell, 1964).

По-видимому, растительные экстракты можно автоклавировать, так как, во-первых, показано прямыми опытами (Mauney и др., 1952), что при автоклавировании концентрата кокосового молока активность его сохраняется, и, во-вторых, в целом ряде работ продемонстрированы стимулирующие свойства автоклавированного кокосового молока и других растительных экстрактов. Что касается работ, давших противоположные результаты, то, во-первых, объекты, с которыми проводилась эта работа, могли оказаться вообще невосприимчивыми к действию кокосового молока или солодового экстракта (Соломон, Блексли и Сатина работали с солодовым экстрактом на дурмане, который, как известно из работ Ван Овербика, прекрасно реагирует на кокосовое молоко и может не реагировать на солодовый экстракт — о неуниверсальности этих экстрактов уже говорилось выше); и, во-вторых, возможно, что при автоклавировании разрушается какая-то часть питательных веществ, что увеличивает процентное содержание ауксинов. Последнее обстоятельство в свою очередь ведет к некоторым отрицательным последствиям, которые вообще вызываются ауксинами в относительно высокой концентрации. Это обстоятельство, возможно, является наиболее серьезным препятствием и его следует учитывать при составлении питательных сред (например, можно уменьшить процент ростовых стимуляторов типа ауксина или несколько увеличить процентное содержание веществ, которые могут разрушиться при автоклавировании).

Таким образом, все недостатки автоклавирования растительных экстрактов, которые главным образом сводятся к некоторому снижению их эффективности, искупаются большими достоинствами этого удобного и быстрого процесса стерилизации по сравнению с очень трудоемким и малоэффективным способом стерилизации при помощи фильтра Зейца (критика стерилизации фильтром Зейца дана в работе Вейсина и Вента [Vacin a. Went, 1949]).

5. Физические факторы. Важнейшими физическими факторами, имеющими значение при выращивании зародышей растений в искусственных условиях, являются в первую очередь осмотическое давление культуральной среды, ее pH, а также температура и свет.

Важность поддержания определенного осмотического давления среды при культивировании зародышей в искусственных условиях отмечал еще Ханниг (Hannig, 1904). В настоящее время общепризнанным выводом относительно осмотического давления, которое требуется для обеспечения нормального развития зародыша в культуре, является тот вывод, что на ранних стадиях для развития зародышей благоприятно более высокое осмотическое давление среды (7—10 атм.), а на поздних — несколько меньшее — 4.5 атм. (Van Overbeek и др., 1944; Ziebur a. Brink, 1951; Rijven, 1952; Rietsema и др., 1953; Mauney, 1961; Veen, 1963).

Это вполне согласуется с тем сдвигом в требованиях к таким осмотически активным компонентам среды, как сахароза, гидролизат казеина и другие смеси аминокислот, который наблюдается по мере развития зародыша. Как уже отмечалось, чем моложе зародыш, тем выше (в определенных пределах) должна быть концентрация названных веществ для обеспечения условий, благоприятствующих развитию зародыша в искусственной среде.

Одной из самых важных сторон модификации классических питательных сред (например, среды Уайта) на основании этих данных является регулирование осмотического давления, так как величина его в среде Уайта составляет приблизительно 2 атм., что является недостаточным при выращивании самых «молодых» зародышей.

Моней (1961), культивируя недозрелые зародыши хлопчатника на сердцевидной стадии развития и моложе (0.1—0.2 мм длиной), довел величину осмотического давления среды до 10 атм. Автор принял во внимание работу Керра и Андерсона (Kerr a. Anderson, 1944), которые с помощью криоскопического метода определили величину осмотического давления сока, выжатого из семяпочек хлопчатника: в соке 12-дневных семяпочек оно равнялось 15 атм., у 25-дневных — 10 атм.[1] Моней повторил эти измерения и получил несколько меньшие величины: 12—13 и 8—9 атм. соответственно. Подобные же условия Моней попытался создать и in vitro. Повышение осмотического давления достигалось добавлением в среду 8% сахарозы (к 2% сахарозы основной среды) и 4.4% маннита или 0.7% хлористого натрия. Вин (1963) с этой же целью добавлял к среде, содержащей 2% сахарозы, 10-ю % лактозу. Применение хлористого натрия дало наилучшие результаты (обеспечивало более быстрый и более продолжительный рост). Учитывая собственные и литературные данные криоскопического анализа, Моней варьировал величину осмотического давления в ходе созревания зародышей хлопчатника: после 3—4 недель пребывания в культуре в условиях высокого осмотического давления (зародыши за этот период времени достигали 2—3 мм в длину) их переносили на среды с меньшим осмотическим давлением, создаваемым 0.3%-й NaCl. Спустя еще 1—2 недели зародыши переносились на среды, совсем не содержащие хлористого натрия. Моней считает, что высокое осмотическое давление. по-видимому, способствует процессу дифференциации.

Многие исследователи (Van Overbeek, Siu and Haagen-Smit, 1944; Калинин. 1951; Rietsema. Satina, Blakeslee, 1953; Norstog a. Smith, 1963, и др.) указывают на необходимость поддержания определенного pH культуральной среды, которое следует тем или иным способом регулировать (например. при помощи соляной кислоты и едкого натра, либо с помощью фосфатного буфера). Ван Овербик с соавторами (1944) нашли, что для создания наиболее благоприятных условий значение pH следует менять в процессе развития зародыша. Они выявили, что в первые несколько дней после извлечения зародышей дурмана наиболее оптимальным является pH, равное 7. Затем этот оптимум снижается до 5.5. Аналогично этим данным в опытах Ф. Л. Калинина (1951) установлено, что зародыши редьки большего размера (0.9—1.1 мм) растут лучше при pH среды, сдвинутом в кислую сторону (5.5), а зародыши меньшего размера лучше растут при pH среды, близких к нейтральным (6.8). В опытах Холла (Hall, 1948) повышение pH до 7.0 способствовало росту 16-дневных зародышей *Solanum nigrum*. Примерно в этих же пределах поддерживали уровень pH и другие исследователи (Ziebur и др., 1950; Nickel, 1951; Harris, 1953; Rietsema и др., 1953а, 1953б; Choudhury, 1955а, 1955б; Хурошвили, 1957).

Специальное исследование, проведенное Вейсином и Вентом (Vacin a. Went 1949) показало, что величина pH культурального раствора подвержена изменениям в зависимости от целого ряда факторов. В самом деле, состав питательных сред столь сложен, что химические взаимодействия между компонентами такой среды могут привести к изменению реакции среды даже просто в связи с длительным ее хранением. Автоклавирование же среды или помещение в нее растительных объектов приводят к еще более глубоким изменениям, вызываемым абсорбцией химических веществ из раствора, выделением в среду конечных продуктов обмена и т. д. Опыты названных авторов показали, что в такой среде, как среда «С» Кнудсона (Knudson, 1946), наиболее серьезные изменения в величине pH при автоклавировании происходят благодаря наличию сернокислого железа ($FeSO_4 \cdot 7H_2O$) и азотнокислого кальция [$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$]. В процессе автоклавирования первая из двух солей образует комплексную соль (если исходное pH раствора = 5.5), что приводит к резкому повышению кислотности; Са из второй соли выпадает в осадок (скорее всего в виде фосфорнокислой соли), также увеличивая кислотность среды. Фосфатный буфер. который применялся и применяется для этой среды, не спасает положения. Авторы предложили новый состав среды. в котором железо применяется в виде солей органических кислот, а в качестве буферов рекомендуют применять аминокислоты, которые одновременно служат и другим целям. являясь и осмотически активными и питательными веществами.

Отдельные авторы (Tukey, 1938; Rijven, 1953) считают. что изменение концентрации водородных ионов в среде не оказывает заметного влияния на развитие зародыша. Другие же исследователи (Steinberg, 1947б) полагают, что хотя кислотность в определенных пределах сама по себе, возможно, и не влияет на рост зародышей in vitro, ее воздействие связано с влиянием на растворимость отдельных компонентов питательной среды и даже на устойчивость некоторых из них при автоклавировании (например, некоторых аминокислот и витаминов).

Не менее существенно значение и светового фактора. По вопросу о морфогенетическом влиянии света на растение имеется обширная литература. Влияние света, как показали многочисленные исследования. проявляется не только прямым, но и косвенным путем. Многочисленные литературные данные говорят о том, что свет, а именно его интенсивность, спектральный состав и продолжительность освещения, оказывают влияние на соотносительные размеры побега и корня, на анатомическое строение побега и листьев и каким-то образом связаны с проблемой клеточного деления и растяжения.

Несомненно, что такой фактор следует учитывать и при постановке опытов по культуре зародышей. тем более что уже имеются и соответствующие экспериментальные данные. Последние, правда, очень разрознены и порой противоречивы, как и данные по влиянию света на культуру других растительных тканей (Klein, 1964).

Так, Махешвари и Ранга Свами (Maheshwari a. Ranga Swamy, 1958), работая с зародышами *Citrus*, заключили, что темнота, по-видимому. способствует росту зародышей по крайней мере на ранних стадиях развития. Однако Моней (1961) пришел к несколько иному выводу. По его мнению, темнота, по всей видимости, не является наилучшим условием для роста извлеченных зародышей: если зародыши попадали в освещенную камеру после предварительного содержания в темноте, то в их семядолях очень медленно накапливался хлорофилл; если же зародыши все время культивировались при слабом освещении, то в них наблюдалось образование хлорофилла немедленно после начала культивирования (то же наблюдали Lofland, 1950 и Хурошвили, 1957).

Работа Рагхавана и Торри (Raghavan a. Torrey, 1963) показала, что свет отрицательно влияет на формирование корневой системы при прорастании зародышей, культивируемых в искусственных условиях, начиная с ранних фаз развития. Так, при выращивании зародышей пастушьей сумки, еще не достигших 1 мм длины. в условиях чередования освещения и темноты (12 часов света и 12 часов темноты) подавлялось формирование главного корня. в то время как у таких же зародышей, находившихся в полной темноте, формировались главный корень и несколько боковых. У зародышей более крупного размера (более 1 мм длиною) не наблюдалось сколько-нибудь заметного торможения в развитии корневой системы на свету.

Несомненно, что на более поздних этапах развития значение светового фактора возрастает. Что касается «подземных» частей проростка, то здесь обнаружились интересные особенности. Известно, что даже рассеянный дневной свет тормозит рост первичного корня в длину (Ball, 1959), но оказалось, что в условиях культуры свет может быть в некотором отношении и полезным. Так, Рен и Ханни (Wren a. Hannay, 1963) показали, что процесс «старения» корней (потеря активности апикальной меристемы сначала главным, а затем и боковыми корнями), отмеченный как при культуре изолированных корней, так и при выращивании проростков в темноте, отсутствует при культивировании в условиях освещенности. Авторы, к сожалению, еще не могут дать объяснения этому факту, работы в этом направлении продолжаются.

Не менее сложно обстоит дело и с температурным фактором. Температура окружающей среды, как известно. имеет большое значение для физиологических процессов, влияя на обмен веществ; в этом основная роль температуры, но она влияет на процесс развития и иными путями (Went, 1953). Особенно существенно влияние температуры на скорость роста. Под ее влиянием могут изменяться форма и строение растительного организма вследствие различной чувствительности к температуре отдельных его частей.

Эти же закономерности выявляются и при культуре зародышей. Так, Моней (1961) отметил. что при повышении температуры окружающей среды возрастает скорость роста зародышей (опыты проводились на незрелых зародышах хлопчатника). При дальнейшем повышении температуры наблюдался уже аномальный рост — зародыши становились слабыми, сильно вытянутыми и тонкими. По мнению автора, температура, равная 32°, является, по-видимому, близкой к оптимальной как для скорости роста, так и для нормального развития. В большинстве работ по культуре зародышей оптимальными называются температуры от 25 до 30° и даже обычная комнатная температура.

Трудности, с которыми сталкивается исследователь при выяснении роли того или иного фактора внешней среды при культивировании зародышей в искусственных условиях, в первую очередь связаны со сложным взаимодействием всех этих факторов при развитии растения. В самом деле, различные факторы могут до некоторой степени заменять друг друга и приводить к одному и тому же результату. Очень трудно разграничить действие некоторых факторов и четко отделить один фактор от всех остальных, чтобы изучить именно его влияние. Всеми этими трудностями и объясняются те многочисленные вопросы и неясности, которые встают перед исследователем при постановке опытов по культуре тканей вообще и зародышей растений в частности. Пока эти трудности приходится преодолевать эмпирически. Но тем не менее, как видно из приведенных работ, некоторые успехи в этом направлении уже достигнуты.

II. Характер развития недозрелых зародышей в искусственных условиях

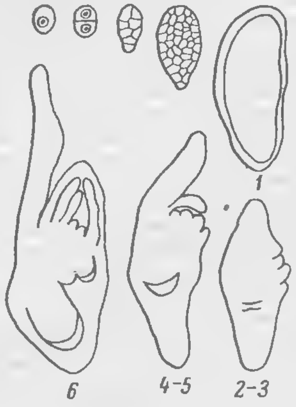
Уже первые исследователи, пытавшиеся вырастить в искусственных условиях незрелые зародыши растений, столкнулись с тем фактом, что в культуре развитие этих зародышей имеет иной характер, чем в естественных условиях (Hannig, 1904; Stingl, 1907; Dieterich, 1924; White, 1932; Tukey, 1933, 1937; 1938; La Rue, 1936; La Rue a. Avery, 1938).

Различие между характером роста в естественных и искусственных условиях наиболее детально прослежено Ла Рю и Эвери (La Rue a. Avery, 1938), Мерри (Merry, 1942), Чангом (Chang, 1963) и Норстогом (1961). Ла Рю и Эвери избрали для исследования зародыши *Zizania* из семейства злаков. Щиток и эпибласт зародыша *Zizania* в ходе нормального развития сильно разрастаются. благодаря чему можно уловить любые отклонения, которые произойдут в искусственных условиях. Зародыши *Zizania* извлекались для культивирования in vitro на довольно ранней стадии, когда размер их равнялся 0.2 мм и изучались гистологически до полного их развития. Аналогичное исследование велось параллельно и в отношении зародышей, нормально развивающихся на материнском растении. Для исследования тех и других зародышей проводились периодическая их фиксация, заливка в парафин и изготовление препаратов.

---

[1] Имеется в виду время, прошедшее после опыления.

У зародышей, развивавшихся в семени, обнаружен был значительно более быстрый рост, чем в культуре. Так, например, изолированный зародыш длиной в 2.2 мм (взятый примерно через 13 дней после опыления) достигает через 5 дней культивирования 3.2 мм, а в естественных условиях за эти же 5 дней он увеличивается до 8 мм в длину. При чем различие заключается не только в темпе роста, но и в том, за счет чего (каких органов) этот рост осуществляется. Авторы отметили, что самые маленькие зародыши (0.2—0.35 мм) в культуре не подвергаются дальнейшей дифференциации. В несколько более «старых» зародышах (0.4—0.7 мм) дифференциация начинается, но протекает своеобразно. Так, в семядоле, эпибласте и колеоптиле не происходит клеточных делений, за счет которых преимущественно эти органы развиваются в естественных условиях. Небольшое увеличение размеров этих органов происходит лишь за счет некоторого увеличения самих клеток, зато начинает расти или первый лист или первое междоузлие, где и происходят клеточные деления. Таким образом, при перемещении зародышей *Zizania* на питательный агар семядоля и эпибласт перестают расти, вместо этого происходит рост и дифференциация примордия побега (а в более зрелых зародышах и первичного корешка). Это и обусловливает преждевременное развитие зародыша в проросток, подобно тому, как это наблюдал на кукурузе Ла Рю (1936).



Стадии развития зародыша ячменя (по Merickle L. a. R. Merickle, 1961).

1 — переход от позднего проэмбрио к ранней дифференциации зародыша; *2—3* — ранняя дифференциация зародыша; *4—5* — средняя дифференциация зародыша; *6* — полностью дифференцированный зародыш.

С данными Ла Рю и Эвери полностью согласуются также исследования Мерри (1941, 1942), который изучил нормальное развитие зародыша ячменя на материнском растении, а также и формирование его в культуре. Автор культивировал зародыши ячменя, извлекая их на разных этапах развития начиная с 7-дневного возраста и контролируя характер их роста на агаровой среде. Самые маленькие зародыши (7—8-дневного возраста) в искусственных условиях в течение 2 месяцев не дали никаких изменений. У 9-дневных зародышей клетки значительно увеличивались, но не делились. Клетки 10- и 11-дневных зародышей делились некоторое время (15—30 дней), но затем деления прекращались. В 12-дневных зародышах деления клеток происходили и дальше; то же и в более подвинутых зародышах. В разных органах зародыша рост происходил по-разному. В щитке культивируемых зародышей через 5 дней после извлечения не наблюдалось клеточных делений независимо от возраста извлеченного зародыша. Увеличение щитка происходило в основном за счет некоторого увеличения размеров его клеток и являлось незначительным по сравнению с другими органами. Таким образом, гистологический анализ, проведенный Мерри, показывает, что рост зародыша в культуре сильно отличается от его роста в нормальных условиях.

Большой интерес представляет работа Чанга (1963), поскольку, изучая тоже поведение зародышей ячменя в искусственных условиях, он сделал попытку культивировать их на несколько более ранней стадии, чем Мерри. Для сравнительно-морфологического анализа характера роста зародышей in vitro и in vivo автор воспользовался предложенным Л. В. Мериклом и Р. П. Мериклом (L. W. Mericle a. R. P. Mericle, 1961) расчленением периода развития зародыша in vivo на ряд стадий (см. рисунок). Исследование показало прежде всего очень значительное отставание культивируемого in vitro зародыша в темпах развития и роста по сравнению с зародышем, развивающимся на материнском растении. Так, если на материнском растении зародыши заканчивали дифференциацию за 10—11 дней (6-я стадия по L. W. Mericle a. R. P. Mericle), то зародыши, извлеченные почти без признаков дифференциации и воспитываемые in vitro, доходили в своем развитии за этот же период только до 2-й стадии (стадия ранней дифференциации). Завершали же эмбриональное развитие зародыши in vitro 5-й стадией (стадия средней дифференциации), спустя 30 дней с момента помещения их в культуру, после чего переходили к прорастанию, давая корни.

Гистологический анализ обнаружил, что имевший место рост зародышей в культуре связан с увеличением в 1.5 раза размеров клеток, а также и с наличием клеточных делений. Последнее обстоятельство крайне важно, так как в искусственных условиях очень трудно добиться стимуляции клеточных делений при культивировании молодых зародышей — рост последних, как правило, идет за счет клеточного растяжения.

Автором отмечено значительное различие в морфологических характеристиках зародышей в естественных и искусственных условиях, которое выражается в разном соотношении длины зародыша и их диаметра, в исключительно слабой у культивируемых in vitro зародышей дифференциации щитка, в аномальном развитии колеоптиле и, в конечном счете, в отсутствии, как выше уже отмечалось, 6-й стадии дифференциации, т. е. стадии вполне сформированного зародыша.

Интересные результаты получены Норстогом (1961) с теми же зародышами ячменя путем варьирования питательных сред. Не имея возможности разобрать подробно полученные этим автором данные, мы приводим заимствованный из его работы рисунок (см. таблицу) и обращаем внимание лишь на 2 момента. Сопоставление результатов, полученных Норстогом при изучении зародышей, извлеченных в одном и том же состоянии (имевших размер 0.5 мм) и культивировавшихся в течение одинакового срока на различных средах (см. таблицу *3а—3в* и *4а* и *б*) показало, что у зародышей, росших на одной лишь среде Уайта, рост (весьма незначительный) не сопровождался клеточными делениями, что, по-видимому, и объясняет, почему в данном случае не закладывались новые примордии (*3а*, *3в*); при наличии же в среде кокосового молока имел место непрерывный рост зародыша (за счет клеточных делений) и происходила дифференциация новых примордиев. Норстогу удалось поддержать в культуре очень маленькие зародыши, вернее предзародыши, имевшие в длину всего 60 μ и состоявшие менее чем из 100 клеток. Указание его, что зигота ячменя имеет в диаметре примерно 40 μ, позволяет яснее представить, как малы такие предзародыши. Правда, в данном случае даже кокосовое молоко не могло обеспечить нормальную их дифференцировку; в нескольких случаях такие зародыши израстали в ткань, на которой уже развивались примордии корня и стебля (*9а*, *9б*).

Рагхаван и Торри (1963) получили благоприятные результаты при добавлении в основную среду индолилуксусной кислоты, кинетина и сульфата аденина при культивировании очень маленьких зародышей пастушьей сумки. Основная среда, применявшаяся в их опытах, поддерживала дальнейший эмбриогенез в искусственных условиях начиная с ранней «сердечковой» стадии, «шаровидные» же зародыши от 50 до 80 μ удавалось поддерживать в состоянии непрерывных клеточных делений и роста только при добавлении к основной питательной среде определенным образом сбалансированной смеси индолилуксусной кислоты, кинетина и сульфата аденина. Но и эти условия оказались недостаточными для поддержания клеточных делений и роста у зародышей, размером менее 50 μ.

Таким образом, современная методика культивирования изолированных зародышей, с помощью которой получены большие успехи в этой области, пока не дает еще возможности культивировать самые маленькие зародыши (до шаровидной стадии у двудольных растений или соответствующей ей стадии у однодольных). Трудности культивирования в искусственных условиях зародышей на очень ранних стадиях развития связаны с прекращением клеточных делений и отсутствием нормальной дифференциации. В крайних случаях наблюдается израстание зародышей, которое приводит к образованию неорганизованной каллусообразной ткани, на которой в дальнейшем могут закладываться зачатки стеблей и корней (Van Overbeek и др., 1942; Brink, Cooper a. Ausherman, 1944; Mc Lean, 1946; Curtis a. Nichol, 1948; Norstog, 1961; Maheshwari a. Baldev, 1961, 1962; Johri a. Singh Bajaj, 1962, 1963). Что касается зародышей более подвинутых в своем развитии, то здесь часто имеют место различные отклонения от нормального течения процесса развития зародыша. Зародыши in vitro растут и развиваются значительно медленнее, чем in vivo. У извлеченных зародышей однодольных растений нередко наблюдается несвойственная им в естественных условиях тенденция к радиальной симметрии (Norstog, 1961), у двудольных — тенденция к увеличению числа семядолей (Van Overbeek и др., 1942; Mc Lean, 1946; Sanders a. Burkholder, 1948; Rijven, 1952). Главное же отличие в развитии изолированных зародышей заключается в тенденции к прекращению эмбрионального типа роста и к переходу таких зародышей к немедленному прорастанию, что приводит к формированию миниатюрных проростков.

Вслед за накоплением фактов начались поиски путей преодоления трудностей выращивания in vitro молодых зародышей растений. Незнание факторов, способствующих эмбриональному типу роста, привело к тому, что поиски необходимых условий велись чисто эмпирически. Среди факторов, благоприятствующих продолжению эмбрионального типа роста, называют: высокое осмотическое давление, пока еще не идентифицированные органические вещества гормональной природы, различные химические вещества (этилен, органические кислоты, непредельные лактоны, альдегиды, эфирные масла, алкалоиды, газообразный азот и пр.) и т. д. (Evenari, 1949; Ziebur, 1951; Raghavan a. Torrey, 1963).

Характеризуя вышеперечисленные факторы можно сказать, что путь воздействия различными химическими агентами на характер роста зародышей in vitro представляется весьма искусственным и не всегда действенным. Так, Ла Рю и Мерри (La Rue a. Merry, 1939) сообщили, что в атмосфере азота незрелые зародыши кукурузы продолжали свой эмбриональный рост. Но первая же проверка этого метода на другом объекте не выдержала испытания — для незрелых зародышей томата этот фактор оказался неактивным: опытные зародыши совершенно не отличались от контрольных по характеру роста (Choudhary Bishwajit, 1955б). Большая роль в обеспечении продолжения роста зародышей в культуре по эмбриональному типу многими исследователями отводится осмотическому давлению среды. В литературе имеется целый ряд указаний, что высокое осмотическое давление среды тормозит прорастание семян (Uhvitis, 1946; Duym и др., 1947). Добавление к питательной среде различных экстрактов и смесей с высоким осмотическим давлением предотвращает появление признаков преждевременного прорастания, связанного с растяжением и удлинением клеток, и обеспечивает продолжение эмбрионального типа роста на ранних фазах развития зародышей. Этому могут служить: повышенные концентрации сахарозы (Ziebur a. Brink, 1951; Rijven, 1952; Rietsema, Satina a. Blakeslee, 1953; Mauney, 1961; Norstog, 1961; Swamy, 1961), гидролизат казеина (Kent a. Brink, 1947; Ziebur и др., 1950; Rédei a. Rédei, 1955), смесь аминокислот (Sanders a. Burkholder, 1948), смесь аминокислот, фосфатов и хлористого натрия (Ziebur и др., 1950), томатный сок (Kent a. Brink, 1947), кокосовое молоко (см. выше) и другие экстракты.

Несомненно, что трудности, которые возникают при выращивании in vitro зародышей на очень ранних стадиях их развития, нельзя объяснить одним лишь несоответствием осмотических условий среды тем условиям, в которых такие зародыши нуждаются. Это только один фактор из целого комплекса, который необходимо учитывать при культивировании в искусственных условиях зародышей растений, и пока трудно сказать, какой из факторов имеет первостепенное значение. Рагхаван и Торри (1963) высказывают сомнение, действительно ли именно осмотическое давление среды является тем необходимым фактором, который обеспечивает успешное культивирование зародышей на первых критических этапах их развития в искусственных условиях. Интерпретируя полученные данные, они заключают, что «нормальный рост и дифференциация культивируемых зародышей регулируются не осмотическими условиями культуральной среды, а специфическими составными частями среды, которые могут контролировать деление и растяжение клеток в процессе развития» (стр. 549). Эти специфические составные части имеют, по мнению указанных авторов, гормоноподобный характер. Они не отрицают при этом и значения величины осмотического давления среды, но считают, что активность гормональной контрольной системы или действие одного из ее компонентов, возможно, в свою очередь зависит от осмотических условий среды.

Уордлоу (Wardlaw, 1955) и Олсопп (Allsopp, 1964) подчеркивают, что при составлении культуральных сред необходимо учитывать морфогенетическую роль даже таких питательных ингредиентов, как углеводы. Специально поставленными опытами Райнерт (Reinert, 1963) показал, что органогенез (опыты проводились на культуре ткани корня моркови) может быть экспериментально модифицирован посредством различной комбинации отдельных компонентов среды. Таким образом, правильный подбор среды в каждом отдельном случае представляет большие трудности для исследователя.

Условия, создаваемые в эксперименте, по-видимому, далеко не адэкватны тем условиям, в которых протекает нормальный эмбрио- и гистогенез. Однако в этом есть и «положительная» сторона, так как отклонение условий от нормы может дать возможность проявиться тем качествам и свойствам клеток, которые в норме подавлены или совсем скрыты, и позволит лучше понять норму.

Эти возможности методики культуры клеток и тканей в настоящее время широко используются многими исследователями для доказательства тотипотентности растительных клеток. Как известно, мысль о неуникальности яйцеклетки появилась в научной литературе давно. В настоящее время среди исследователей, которые поддерживают и развивают ее экспериментальными исследованиями можно назвать Райнерта (1959, 1962), Мекаву с сотрудниками (Maekawa и др., 1963), Бутенко (1964), Гальперина и Уэзерела (Halperin a. Wetherell, 1964), Стюарда с сотрудниками (Steward и др., 1964 и предшествующие работы). Как показано в ряде работ этих исследователей, культура отдельных клеток в жидкой среде дает последним возможность полностью проявить свою тотипотентность. В подобных условиях они выходят из-под контроля окружающих клеток и тканей, который является чрезвычайно жестким в целостном организме растения и благодаря которому каждая клетка в теле растения выполняет вполне определенные функции из огромного арсенала возможностей, которыми она располагает потенциально. Стюард с соавторами, например, считает, что контроль этот является «эпигенетическим» в том смысле, что он осуществляется через посредство каких-то химических веществ, природа которых пока еще не установлена и которые определяют, в какой степени клетки свободны выражать свои генетически обусловленные потенциальные возможности.

В последней работе Стюарда с соавторами (1964) показано, что отдельные клетки суспензии, полученные из пролиферировавшего in vitro далеко недоразвитого зародыша моркови, могут дать в условиях культуры нормальные, способные к репродукции растения; начальные стадии развития этих клеток в какой-то степени напоминают стадии нормального эмбриогенеза зародышей моркови. Авторы считают, что решающим фактором, который определяет, даст ли данная соматическая клетка зародышеподобную структуру или неорганизованную массу ткани, является степень, в которой она становится свободной от контроля со стороны соседних клеток. Таким образом, здесь исследователи вплотную подходят к попытке постановки эксперимента для решения проблем дифференциации.

Уже первые работы по культуре недоразвитых зародышей и отдельных зародышевых клеток показали ценность этой методики для решения вопросов морфогенеза и, в частности, эмбриогенеза растений. Это дало основания Синноту (1963) считать, что «современная техника, позволяющая выращивать зародыши на искусственных средах и получать взрослые растения, делает экспериментальную эмбриологию растений более плодотворной наукой».

III. Преодоление периода покоя семян с помощью культивирования изолированных зародышей

Вопрос о проращивании в искусственных условиях нормально развитых зародышей возникает в связи с проблемой покоя семян. Известно, что семена многих растений не прорастают сразу после своего созревания на материнском растении и должны пройти более или менее длительный период покоя. Потребность в периоде покоя, выработавшаяся в процессе эволюции как средство приспособления к условиям обитания, связана в каждом конкретном случае с определенным состоянием тех или иных частей семени. Чаще всего покой обусловливается строением покровов семени, затрудняющим или даже делающим невозможным доступ к зародышу воды и газов. Таким же препятствием может у некоторых растений являться и эндосперм; наконец, у ряда растений потребность в периоде покоя связывается с физиологическим состоянием самого зародыша, которое не позволяет ему прорастать даже при наличии всех благоприятных условий (см. сводки: Николаева, 1950. Крокер и Бартон, 1955).

На основании изучения причин, лежащих в основе покоя семян, в практику семеноводства внедрены соответствующие приемы их хранения и подготовки к посеву (стратификация, скарификация и др.).

В некоторых случаях стратификация, требующая довольно длительного времени, может быть с успехом заменена методом культуры зародышей. Прежде всего эта замена является целесообразной при определении всхожести семян. Неспособность семян многих растений прорастать без прохождения определенной обработки препятствует быстрому анализу семян на всхожесть. Между тем изоляция зародышей от остальных частей семени дает возможность довольно быстро определить качество семенного материала. В практике растениеводческих учреждений существуют еще более ускоренные методы определения качества семян, например цветные реакции, однако некоторые исследователи (Flemion, 1936, 1938, 1941) считают, что метод культуры зародышей имеет преимущество, заключающееся в его надежности, в то время как эта надежность отсутствует при использовании цветных реакций. Хотя прием этот довольно трудоемок, он все же вполне применим для определения всхожести посевного материала (Крокер и Бартон, 1955).

Культура зародышей приобретает большое значение и в селекционной работе, значительно ускоряя селекционный цикл. Так, Лэммертс (Lammerts, 1946) отмечает ценность этого приема при гибридизации роз. Несмотря на то что сама техника извлечения зародышей роз очень трудоемка вследствие наличия твердого костистого экзокарпа, получаемые результаты настолько значительны, что оправдывают затраченное на нее время. Используя технику культуры зародышей, можно получить в год 2 генерации роз и таким образом в несколько лет скомбинировать признаки из нескольких различных исходных форм, что при обычных приемах занимает от 7 до 8 лет.

Об успешном применении метода культуры зародышей сообщает Никкель (Nickell, 1951). Проводившаяся им работа с плакучей формой дикой яблони затруднялась тем, что испытание семенного потомства этой яблони с целью определения, обладает ли оно соответствующей плакучей формой, требовало весьма длительного времени, 3-4 лет. Использование метода культуры зародыша позволило значительно сократить этот срок. Зародыши, извлеченные из семени и помещенные в пробирки на питательную среду, прорастали уже через 24—48 часов и росли чрезвычайно быстро, в то время как контрольные семена, посаженные в почву, начали прорастать только через 9 месяцев.

Большие возможности открыл метод культуры зародышей перед гибридизацией ирисов (Cox, 1942 г.; Randolph a. Cox, 1943; Randolph, 1945). Семенам ирисов требуется длительный период покоя, который в зависимости от сорта может продолжаться от нескольких месяцев до нескольких лет. Исследования Кокса (1942 г.) показали, что прорастание семени ириса задерживается его эндоспермом, содержащим какие-то вещества, препятствующие прорастанию. Сам же зародыш, по-видимому, в покое не нуждается и может в соответствующих условиях прорастать вскоре после уборки. Рандольфу и Коксу (1943) удалось разработать методику, благодаря которой они добивались прохождения ирисом всего цикла развития — от семени до цветения — в течение одного года, в то время как нормально этот цикл занимает период в 2—3 года. Авторы отмечают целый ряд преимуществ техники культуры зародыша, вследствие чего она должна быть широко использована гибридизаторами. Селекционер получает возможность вести свою работу в течение круглого года, поскольку он может прервать период покоя семян; тем самым значительно ускорится сам темп селекционной работы. Кроме того, получается гораздо больший процент выхода растений из семян, так как методом культуры зародышей часто удается прорастить непрорастающие семена.

В Англии этот метод гибридизации ирисов разрабатывается Слэттером (Slatter, 1950), который, совершенствуя предложенную Рандольфом и Коксом методику, получил также хорошие результаты.

В описанных выше случаях экспериментатор имеет дело, как уже отмечалось, с нормально развитым зародышем, который в силу каких-то причин не прорастает, если находится в семени, но дает полноценное растение, будучи выращен вне семени. Однако при гибридизации, а особенно при отдаленной гибридизации, часто встречаются еще большие затруднения, связанные с тем, что завязавшиеся семена плохо развиваются. В результате они содержат недоразвитые зародыши и процент всхожести оказывается очень низким, а иногда равен нулю. Причины этого явления еще недостаточно ясны, но даже не устраняя их, можно в ряде случаев добиться положительного результата, используя культуру зародышей.

IV. Использование метода культуры зародышей при отдаленной гибридизации

Одним из первых, кто применил метод культуры зародышей для получения жизнеспособных гибридов и показал его перспективность, был Лайбах (1925, 1929). Ему удалось осуществить такие межвидовые скрещивания льнов, которые (как это было известию) не дают жизнеспособных семян. Первые попытки автора получить комбинацию *Linum perenne*×*L. austriacum* оказались безуспешными. Семена завязывались, но были недостаточно выполненными и не прорастали. Отпрепарированные из семян гибридные зародыши имели значительно меньшие размеры, чем зародыши материнской формы и были несколько ненормальны по своему строению, однако некоторые из них, будучи помещены на влажную фильтровальную бумагу в чашки Петри, уже через 2 дня прорастали. После пересаживания в горшки проростки вырастали в полноценные сильные растения, которые давали нормально прорастающие семена. Проведенные автором скрещивания других видов льна дали возможность получить хорошие результаты даже при таких вариантах скрещиваний (*L. austriacum*×*L. perenne*; *L. viscosum*××*L. hirsutum*, *L. hirsutum*×*L. narbonense*), при которых зародыш ко времени созревания плода отмирает. В таких случаях Лайбах устанавливал предварительно тот момент, когда приостанавливается развитие зародыша и, выделяя его своевременно из семени, культивировал в культуральных трубках на вате, пропитанной 15%-м раствором тростникового сахара.

Призыв этого автора больше заниматься экспериментальной эмбриологией, которая может оказать помощь при гибридизации растений, был подхвачен многими селекционерами. Метод культуры зародышей оказался плодотворным при скрещиваниях, проводимых между различными косточковыми плодовыми с целью выведения скороспелых сортов. Известно, что рано созревающие сорта вишни и черешни не дают жизнеспособных семян, так как еще до созревания плода зародыш и эндосперм перестают развиваться. Это обстоятельство не дает возможности использовать раннеспелые сорта в качестве женского родителя, что является в свою очередь препятствием на пути выведения улучшенных рано созревающих сортов. Преодоление этого препятствия явилось задачей ряда исследователей и прежде всего Тьюки (Tukey, 1933—1944). Работая с 64 сортами вишен, слив, персиков, абрикосов, яблонь и груш, автору удалось показать, что можно прорастить недозрелые зародыши, извлеченные из семени до созревания плодов. Вначале развитие этих зародышей идет не совсем нормально — получаются карликовые проростки, которые автор сравнивает с проростками, вырастающими из семян, не прошедших периода послеуборочного дозревания (Flemion, 1933, 1934: Davidson, 1934). Впоследствии при соответствующих условиях (пониженная температура) растения возобновляют свой рост.

Много перспективных сеянцев черешни и персика с ранним сроком созревания плодов отобрано А. И. Здруйковской в результате большой работы, проведенной ею по воспитанию зародышей in vitro (1951, 1962). Часть выросших из этих зародышей растений начала уже плодоносить. Основным и решающим условием для получения полноценных жизнеспособных сеянцев является воспитание проростков при пониженных температурах (0—5°). Работа с большим количеством сортов показала, что рано созревающие сорта персика могут быть успешно использованы в селекционном процессе в качестве материнских исходных форм при помощи метода стерильной культуры. Такой же вывод сделан автором и в результате проведенного исследования с рано созревающим сортом груши. Это тем более важно, что сведений об искусственном воспитании зародышей семечковых растений очень мало. Поэтому здесь особенно ценны методические указания, разработанные Здруйковской (1962).

Широкие исследования проведены в плане отдаленных скрещиваний внутри родов *Prunus* и *Lilium* Скирмом (Skirm, 1942). Им было осуществлено 116 различных межвидовых скрещиваний *Prunus* и 29 скрещиваний *Lilium* (см. таблицу). Данные Скирма показывают значительное преимущество, которое имеет культивирование изолированных зародышей, извлеченных из гибридных семян *Prunus* по сравнению с проращиванием целых семян.

Результаты гибридизации различных форм *Prunus*
Таксономическая группировка соответственно
руководству Редера (Rehder)(по Skirm, 1942)

При скрещивании	Развитие в семени, число проращиваемых семян	% прорастания	Развитие в культуре, число культивируемых зародышей	% прорастания
Внутри секций	371	27.8	373	74.3
Между секциями	21	4.8	40	72.5
Между подродами	57	21.1	151	71.4

Применяя метод культивирования зародышей, Скирм добился таких же успехов и при скрещиваниях видов *Lilium*, которые не удаются обычным путем.

Положительные результаты от межвидовых скрещиваний *Licopersicum* сообщены Смитом (Smith, 1944). Попытки скрещивания *L. esculentum*×*L. peruvianum* диктуются тем. что сорта *L. peruvianum* являются устойчивыми ко многим заболеваниям. Автору удалось получить незначительное число растений от этого скрещивания при помощи культивирования на искусственной среде зародышей, изолированных через 30—40 дней после опыления.

Использованием культуры зародышей удалось значительно расширить возможности межвидовых скрещиваний внутри рода *Datura*. Подобрав соответствующую среду, Блэксли и Сатина (Blakeslee a. Satina, 1944) осуществили многие неудававшиеся ранее комбинации. Так, авторы вырастили гибриды от скрещивания *Datura ceratocaula* (которая не скрещивалась ни с одним из других видов) с несколькими другими видами, в том числе с *D. stramonium*. Удалось даже получить гибриды между *D. inoxia* и древесными видами этого рода. Таким образом, из 23 испробованных комбинаций 11 (48%) оказались успешными; зародыши были извлечены и выращены на искусственной среде. Авторы предполагают, что если бы удалось заставить развиваться в культуре зародыши, абортирующие еще раньше (например, в скрещивании *D. stramonium* ×*D. metel*), то, вероятно, удалось бы получить все теоретически возможные гибриды (90 комбинаций) между 10 видами травянистых *Datura*.

С помощью культивирования зародышей получены также межвидовые гибриды ирисов и гибриды между различными секциями этого рода (Lenz, 1954; Werckmeister, 1962) и гибриды между видами *Trifolium* (Keim, 1953).

Подобная методика оказалась успешной и при гибридизации злаков. Бринк, Купер и Ошерман (Brink и др., 1944) сделали попытку осуществить межродовое скрещивание между *Hordeum jubatum*×*Secale cereale*. Хотя от этого скрещивания семена завязываются, но они быстро прекращают свое развитие и оказываются нежизнеспособными. Авторы извлекали зародыши из 9—12-дневных семян и воспитывали их на искусственной среде. Бо́льшая часть извлеченных зародышей погибла вследствие заражения, у остальных был обнаружен каллусоподобный рост, но один зародыш развился в проросток и дал колосящееся растение.

Другой межродовой гибрид был получен Е. В. Ивановской (1946). Известно, что если при скрещивании *Triticum durum* с *Elymus arenarius* и завязываются семена, то сеянцы прорастить из них не удается. Используя метод культуры зародышей, Ивановская получила несколько гибридов от данного скрещивания. В дальнейшем она (1955, 1960), а также Н. В. Цицин и К. А. Петрова (1958) широко применили этот способ и достигли значительных успехов в получении межродовых гибридов пшениц с элимусами.

Аттемен (Uttman, 1949а, 1949в) показал, что при помощи культуры зародышей можно получить значительно больший процент удачи при скрещивании триплоидной кукурузы с тетраплоидной. С помощью культивирования зародышей получены также межвидовые гибриды *Oryza* (Nakaiama a. Morishima, 1958) и *Hordeum* (Davies, 1960).

Таким образом, при отдаленной гибридизации, когда происходит нормальное оплодотворение, зародыш и эндосперм могут достигнуть различной степени своего развития. В некоторых случаях (Laibach, 1925, 1929; Ивановская, 1946, 1955) их жизнеспособность сохраняется до созревания семени, но тем не менее развиваться дальше, т. е. прорастать, зародыши почему-либо не могут. Ликвидировать это препятствие можно путем извлечения их из тканей материнского организма и воспитания на искусственной среде. В других случаях, при той же отдаленной гибридизации, зародыш хотя и начинает свое развитие, но вскоре прекращает его и погибает. Таким образом, получить желаемый гибрид нормальным путем оказывается невозможным (Skirm, 1942; Smith, 1944; Brink, и др., 1944; Mc Lean, 1946; Sachet, 1948; Uttaman, 1949а, 1949в; Здруйковская, 1951, и др.). При данных обстоятельствах можно получить жизнеспособное гибридное потомство только в том случае, если до гибели зародышей извлечь их из материнских тканей и воспитать в культуре.

Следовательно, метод культуры зародышей во многих случаях позволяет преодолеть нескрещиваемость отдельных видов и форм растений, если имело место нормальное оплодотворение. Однако вопрос о причинах, обусловливающих недоразвитие эмбриональных структур и приводящих к формированию неполноценного семени, остается открытым. Высказывающиеся по этому поводу предположения строятся на допущении физиологического несоответствия между новыми структурами — зародышем и эндоспермом, с одной стороны, и материнскими тканями, — с другой. К сожалению, в работах, имеющих дело с культурой зародышей, как методом преодоления нескрещиваемости тех или иных растений, крайне редко уделяется внимание анатомо-цитологическому исследованию. Имеющиеся немногочисленные данные говорят о гиперплазии нуцеллуса и атрофии эндосперма, что в свою очередь вызывает голодание зародыша и его отмирание (Tukey a. Lee, 1937; Brink a. Cooper, 1947; Davies, 1960). Е. В. Ивановская (1955) отмечает, что во всех гибридных зерновках, полученных от скрещивания пшениц с элимусами, эндосперм был развит чрезвычайно слабо, причем он не заполнял собою всю полость зародышевого мешка, а располагался или по его периферии или имел вид небольшого кольца или диска. Контакт между зародышем и эндоспермом был недостаточным, и зерновки оказывались невсхожими.

Ритсема с сотрудниками (1954) высказывают предположение, что в случае, например, гибрида, полученного от скрещивания *Datura inoxia*×*D. discolor*, его опухолеобразные семяпочки содержат вещество, которое способно тормозить рост зародышей *D. stramonium* in vitro. Специальное исследование дало основание говорить об идентичности этого вещества — индолилуксусной кислоте. Возможно, что при завязывании гибридных семян имеет место образование такого ингибирующего агента, который препятствует нормальному развитию семян.

Близкие данные получены при проращивании этим же методом целых семян. Известно, что семена орхидей — растений, весьма ценных по их декоративным качествам, — не прорастают вне симбиоза с грибом. Это очень затрудняет выведение новых сортов, хотя сами скрещивания отдельных видов и даже родов орхидей удаются сравнительно легко. Благодаря разработанной Кнудсоном и другими исследователями (см. В. А. Поддубная-Арнольди и В. А. Селезнева, 1957) методике проращивания семян орхидей на стерильной питательной среде, легко усваиваемой прорастающими семенами, эти трудности в значительной степени преодолеваются. На основе рекомендаций Кнудсона, соответствующая методика успешно разрабатывается у нас в стране Поддубной-Арнольди и Селезневой (1953, 1957), которым она дала возможность получить проростки из семян многих видов и гибридов орхидей.

V. Культура завязи и семяпочки

Как показано в предыдущих главах, исследователи, работающие в области культуры зародышей, добились за последние годы значительных успехов, что позволяет теперь без особых трудностей выращивать in vitro зародыши многих растений, начиная с сердцевидной стадии и даже несколько раньше. Сложнее дело обстоит с более «молодыми» зародышами, которые, во-первых, более чувствительны к условиям среды и, во-вторых, более уязвимы при изоляции, так как их легче повредить при извлечении и помещении в культуральные контейнеры. Дело намного усложняется в случае работы с растениями, семяпочки и соответственно зародыши которых отличаются даже в зрелом семени очень малыми размерами. Извлечение таких зародышей представляет еще бóльшие трудности. И, наконец, нам пока еще недоступны изоляция и культивирование в искусственно создаваемых условиях растительных яйцеклеток, что могло бы представить огромный интерес для решения целого ряда проблем, связанных с морфогенезом растений.

В связи со всеми этими обстоятельствами исследователи пошли по пути выращивания in vitro целых семяпочек и даже завязей. При таком способе культуры почти целиком исключается опасность механического повреждения развивающихся в них зародышей и появляется возможность культивировать объекты начиная не только со стадии зиготы, но даже со стадии зрелого зародышевого мешка.

Методика культуры завязи и семяпочки разработана сравнительно недавно. Пионерами в этой области исследований были Уайт (1932), Ла Рю (1942) и Витнер (1943). Из советских исследователей большой вклад в разработку методики культуры семяпочки внесла В. А. Поддубная-Арнольди (1959). Ей удалось культивировать семяпочки некоторых орхидей, содержащие только что начавший развиваться зародыш или даже только оплодотворенные яйцеклетки (семяпочки, содержащие неоплодотворенные яйцеклетки, в этих опытах дальше не развивались); было прослежено формирование зародыша *Dendrobium nobile* в культуре начиная с первого деления зиготы вплоть до образования многоклеточного зародыша и превращения его в проросток. Эти наблюдения выявили некоторые различия в формировании зародышей in vivo и in vitro, в частности, в культуре несколько иной характер приобретал подвесок.

Больших успехов, особенно за последние годы добились в этом направлении индийские ученые. Им удалось осуществить in vitro весь ход развития зародыша *Papaver somniferum* (Maheshwari N., 1958); (Maheshwari N. a. Lal, 1961) и *Zephyranthes* (Kapoor, 1959) начиная со стадии зиготы и до созревания семени. Более того, удалось осуществить в условиях культуры и сам процесс оплодотворения (Kanta, 1960; Maheshwari P. a. Kanta, 1961, 1962; Kanta и др., 1962). Неоплодотворенные изолированные семяпочки *Papaver somniferum* помещались в условия культуры вместе с распыленными по поверхности агара пыльцевыми зернами. Последние начинали прорастать через 15 минут после инокуляции, быстро росли и через 2 часа семяпочки покрывались густой сетью пыльцевых трубок. Несколько семяпочек оказались оплодотворенными. На ранних стадиях развития скорость роста эндосперма и зародыша in vitro совпадала с контролем. Позднее рост в искусственно оплодотворенных семяпочках обгонял рост in vivo. Таким образом, опыление, прорастание пыльцы, двойное оплодотворение и развитие зародыша, эндосперма и семени опиумного мака успешно проходили в искусственных условиях. Подобные же работы начаты в институте экспериментальной ботаники в Праге (Petrů, Hrabětová, Tupý, 1964). Сотрудники лаборатории физиологии растений и генетики этого института разработали интересную и весьма простую методику, позволяющую сохранять долгое время в асептических условиях способную к прорастанию пыльцу, что совершенно необходимо для проведения экспериментов по оплодотворению в искусственных условиях. Подобного рода эксперименты могут представить несомненный интерес для селекционеров, которые часто встречаются с такими трудностями, как непрорастание пыльцы на рыльце «чужого» пестика, медленный рост пыльцевых трубок, отмирание последних в столбике, недостаточная длина пыльцевых трубок и т. п.

Следует отметить, что эксперименты по выращиванию in vitro семяпочек далеко не всегда удаются. Так, в опытах Чопра и Сабхарвал (Chopra a. Sabharwal, 1963) семяпочки *Ginandropsis gynandra* созревали только в том случае, если они помещались в условия культуры на стадии шаровидного зародыша. То же самое имело место и в случае семяпочек *Cooperia* (Sachar a. Kapoor, 1958). Для некоторых же семяпочек вообще не удалось подобрать соответствующую среду; семяпочки *Impatiens balsamina* (Chopra a. Sabharwal, 1963) вообще не росли in vitro. В таких случаях можно прибегнуть к культуре завязей. Так, в искусственных условиях получены зрелые завязи *Iberis amara* (Maheshwari N. a. Lal, 1958) и *Linaria maroccana* (Sachar a. Baldev, 1958), которые прошли in vitro цикл развития начиная с зиготы или двуклеточного предзародыша. Параллельно проведенные исследования эмбриогенеза in vivo показали, что ход развития зародыша и эндосперма в искусственных условиях визуально не отличается от нормы (Nitsch, 1951, Rau, 1956; Sachar a. Baldev, 1958; Prem Puri, 1963 г.). При культивировании in vitro завязей *Linaria* Сачар и Балдев отметили тот факт, что в эндоспермальной ткани семяпочек, выращенных в культуре, крахмал откладывался в бóльших количествах, чем в эндосперме контрольных семяпочек. Из других особенностей некоторые исследователи указывают на разницу в величине плодов (in vitro размеры последних меньше, чем in vivo) и в темпах созревания (в культуре время созревания более растянуто, чем в естественных условиях). Однако и эти выводы, как уже сейчас ясно, не носят всеобщего характера, так как можно привести и противоположные данные. Сачар и Балдев (Sachar a. Baldev. 1958), культивируя завязи *Linaria maroccana*, отметили, что in vitro семена созревали быстрее, нежели in vivo (через 15—17 дней после опыления в культуре и через 21—23 дня в полевых условиях). Такая же особенность отмечена и у Канта с соавторами (Kanta и др.,1962).

В большинстве случаев полученные in vitro зрелые семена не только содержали нормального вида зародыш и эндосперм, но и были жизнеспособны (Rédei G.. G. Rédei, 1955; Sachar a. Baldev, 1958; Prem Puri, 1963 г.). Однако в зрелых завязях *Linaria maroccana*, полученных Сачаром и Балдевым в искусственных условиях, содержался значительный процент абортивных семян, а, кроме того, созревшие in vitro семена отличались и более продолжительным периодом покоя — для их прорастания требовалось больше времени.

Интересным итогом целого ряда работ по культуре семяпочек и завязей является установление того факта, что сохранение некоторых частей околоцветника в случае культуры завязи (Rédei G. a. G. Rédei, 1955; Maheshwari N. a. Lal, 1958; La Croix и др.. 1962; Prem Puri, 1963 г.) или кусочков плаценты в случае культуры семяпочки (Chopra a. Subharwal. 1963) значительно увеличивает успех эксперимента. Этот успех вполне понятен, если учесть имеющиеся в литературе данные, которые говорят о большом физиологическом значении частей околоцветника для развития семени и плода даже при развитии растения в естественных природных условиях. Естественно, что это значение может возрасти еще больше при перенесении семяпочек или завязей в культуру. Эффект этот приписывается действию так называемого «hull-factor'a», природа которого исследователями пока не установлена. Таким образом, все эти данные говорят о том, что молодые зародыши на ранних фазах своего развития находятся в критической зависимости от тканей, внешних по отношению к завязи и выполняющих, следовательно, не только защитную, но и какую-то другую активную функцию.

Роль околоцветника оказалась очень значительной и при попытках воспроизвести in vitro развитие апомиктичных семян у тех растений, которым это явление свойственно. Прем Пури (1963 г.) были произведены соответствующие опыты с апомиктом *Aerva tomentosa*. На различных средах ею выращивались взятые во время цветения завязи, цветки и части соцветий. Эксперимент показал, что лучшие результаты обнаруживаются в тех случаях, когда в опыт берутся части соцветия. Процент выхода семян на оптимальной среде с добавлением кокосового молока оказывался почти равным проценту формирования семян в естественных условиях (42 : 41), а при добавлении кинетина даже превышал его (50%). На всех использованных средах формирование эндосперма шло вполне аналогично таковому в семенах, развивавшихся in vivo. Основной вывод автора заключается в том, что из околоцветника и цветоножки поступают в завязь определенные вещества для развития эндосперма, которые в свою очередь регулируют и развитие зародыша.

Возможность воспроизвести апомиксис в культуре является весьма заманчивой, так как ее осуществление позволило бы подойти ближе к пониманию природы явления и к осуществлению индуцированного апомиксиса в строго контролируемых условиях. Однако пока исследователям удается вызвать апомиксис в культуре только у тех растений, которые обладают естественной к нему склонностью. Это относится как к упомянутым опытам с *Aerva tomentosa*, так и к некоторым другим работам. Ранга Свами (Ranga Swamy, 1958) обнаружил, что нуцеллярная ткань *Citrus microcarpa* при выращивании на питательной среде, содержащей гидролизат казеина, обильно пролиферирует. Нуцеллярный каллус может дифференцироваться в зародышеобразные структуры «pseudobulbies», которые в свою очередь могут давать проростки. В этом же направлении ведутся работы и другим индийским исследователем Сабхарвалом.

Может быть, дальнейшие эксперименты в этой области позволят подойти и к наиболее интересной проблеме — индуцированию партеногенетического развития яйцеклетки. Вопрос активации неоплодотворенной яйцеклетки высших растений интересует многих исследователей, однако результаты, получаемые при попытках вызвать искусственный партеногенез различного рода воздействиями (например, физическими и химическими агентами), пока еще не могут вполне удовлетворить. Даже если и удается вызвать партеногенетическое развитие яйцеклетки, то серьезным препятствием к дальнейшему развитию образовавшегося гаплоидного зародыша становится отсутствие эндосперма. Таким образом, эта проблема заключает в себе 2 стороны: индуцирование деления яйцеклетки и обеспечение ее питанием. Решению этих задач может способствовать выращивание соответствующих объектов на искусственой среде.

Литература

Бутенко Р. Г. (1964). Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. — Здруйковская А. И. (1951). Воспитание зародышей семян ранних сортов черешни. Агробиолог., 1 : 177—179. — Здруйковская А. И. (1962). Воспитание зародышей раннесозревающих сортов персика in vitro. Тр. Никитск. бот. сада, 36. — Зубкус А. П. (1950). Выращивание плодоносящих растений из зародышей фасоли. Бюлл. ГБС, 5 : 97—101. — Ивановская Е. В. (1946). Культура гибридных зародышей злаков на искусственной среде. ДАН, 54, 5. — Ивановская Е. В. (1955). Выращивание пшенично-элимусных зародышей на искусственной среде. Канд. дисс., МГУ. — Ивановская Е. В. (1960). Использование метода выращивания зародышей на искусственной среде в работах по отдаленной гибридизации. В сб. : Отдаленная гибридизация растений. — Калинин Ф. Л. (1951). Выращивание незрелых зародышей в искусственных условиях. Київ. держ. Унів. ім. Т. Г. Шевченка. Наук. зап., 10, 2. — Крокер В. и Л. Бартон. (1953). Физиология семян. — Николаева М. Г. (1950). Физиологическое изучение покоя и прорастания семян in vitro. Тр. БИНа, сер. 4, 7. — Поддубная-Арнольди В. А. (1959). Культура семяпочек некоторых орхидей на искусственной питательной среде. ДАН, 125, 1. — Поддубная-Арнольди В. А. и В. А. Селезнева. (1953). Выращивание орхидей из семян. Тр. ГБС, 3. — Поддубная-Арнольди В. А. и В. А. Селезнева (1957). Орхидеи и их культура. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Уайт Ф. Р. (1949). Культура растительных тканей. — Хурошвили К. Г. (1957). Культура изолированных зародышей и тканей как метод селекции цитрусовых. Бюлл. Всесоюзн. н.-и. инст. чая и субтроп. культур, 1 : 180—197. — Цицин Н. В. и К. А. Петрова. (1958). О гибридизации пшеницы с элимусом гигантским. В сб.: Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. — Allsopp A. (1964). The metabolic status and morphogenesis. Phytomorph., 14, 1. — Audus L. J. a. J. H. Quastel. (1947). Toxic effects of aminoacids and amines on seedling growth. Nature, 160, 4059. — Avery A. G., S. Satina a. J. Rietsema. (1959). Blakeslee: the genus *Datura*. — Ball E. (1959). Growth of the embryo of *Ginkgo biloba* under experimental conditions. III. Growth rates of root and shoot upon media absorbed through the cotyledons. Am. Journ. Bot., 46. 2. — Blakeslee A. F. a. S. Satina. (1944). New hybrids from incompatible crosses in *Datura* through culture of excised embryos on malt media. Sci., 99, 2574. — Boll W. G. a. H. E. Street. (1951). Studies on the growth of excised roots. The stimulatory effect of molybdenum and copper on the growth of excised tomato roots. New Phytol., 50, 1. — Bonner J. (1937). Vitamin B_1 a growth factor for higher plants. Sci., 85, 2198. — Bonner J. (1938a). Thiamin (vitamin B_1) and the growth of roots. The relation of chemical structure to physiological activity. Am. Journ. Bot., 25 : 543—549. — Bonner J. (1938б). Nicotinic acid and the growth of isolated pea embryos. Plant Physiol., 13, 3. — Bonner J. a. G. Axtman. (1937). The growth of plant embryos in vitro. Preliminary experiments on the role of accessory substances. Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.), 23 : 453—457. — Bonner J. a. D. Bonner. (1938). Ascorbic acid and the growth of plant embryos. Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.), 24, 2. — Brink R. A. a. D. C. Cooper. (1947). The endosperm in seed development. Bot. Rev., 13, 8—9. — Brink R. A., D. C. Cooper a. L. E. Ausherman. (1944). A hybrid between *Hordeum jubatum* and *Secale cereale* reared from an artificially cultured embryos. Journ. Hered., 35, 3. — Burkholder P. R., H. Castle a. P. H. Smith. (1948). Studies on the nutrition of the moss *Catharinaea undulata* (L.) Web. et Mohr. — Burström H. (1948). Observations on the influence of galactose on wheat roots. Physiol. Plant, I, 3. — Caplin S. M. (1959). Mineral oil overlay for conservation of plant tissue cultures. Am. Journ. Bot., 46, 5. — Caplin S. M. a. F. C. Steward. (1949). A technique for the controlled growth of excised plant tissue in liquid media under aseptic conditions. Nature, 163 : 4154. — Chang Chong W. (1963). Comparative growth of barley embryos in vitro and in vivo. Bull. Torrey Bot. Club, 90, 6. — Chopra R. N. a. P. S. Sabharwal. (1963). In vitro culture of ovules of *Gynandropsis gynandra* (L.) Briq. and *Impatiens balsamina* L. Plant tissue and organ culture. A Symposium, Delhi. — Choudhury Bishwajit. (1955a). Embryo culture technique. I. The growth of immature tomato embryo in vitro. Ind. Journ. Hort., 12, 4. — Choudhury Bishwajit. (1955б). Embryo culture technique. II. «Embryo factors» and immature tomato embryo. Ind. Journ. Hort., 12, 4. — Choudhury Bishwajit. (1955в). Embryo culture technique. III. Growth of hybrid embryos (*Lycopersicon esculentum* ×*L. peruvianum*) in culture medium. Ind. Journ. Hort., 12, 4. — Cummings J. M. (1945). Preliminary report on meiotic chromosomes in new *Datura* hybrids from embryos excised from incompatible crosses. Genetics, 30, 3. — Curtis J. T. a. M. A. Nichol. (1948). Culture of proliferating orchid embryos in vitro. Bull. Torrey Bot. Club, 75, 4. — Cutter V. M. a. K. S. Wilson. (1954). Effect of coconut endosperm and other growth stimulants upon the development in vitro of embryos of *Cocos nucifera*. Bot. Gaz., 115, 3. — Czosnowski J. (1962a). Metabolism of excised embryos of *Lupinus luteus* L. II. The water uptake as influenced by external concentration. Acta soc. bot. Poloniae, 31, 4. — Czosnowski J. (1962б). Metabolism of excised embryos of *Lupinus luteus* L. III. Comparative study of cultured embryos and normal seedling axes. Acta soc. bot. Poloniae, 31, 4. — Davidson O. W. (1934). Growing trees from «nonviable» peach seeds. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 32 : 308—312. — Davies D. R. (1960). The embryo culture of inter-specific hybrids of *Hordeum*. New Phytol., 59, 1. — Day D. (1943). Growth of excised tomato roots in agar with thiamine plus pyridoxine, nicotinamide or glycine. Am. Journ. Bot., 30, 2. — Dieterich K. (1924). Ueber die Kultur von Embryonen ausserhalb des Samens. Flora, 17 : 379—417. — Doerpinghaus S. L. (1947). Differences between species of *Datura* in utilization of five carbohydrates. Am. Journ. Bot., 34 : 583. — Duym C., P. A. J. G. Romen, A. J. Ultee a. B. M. van der Weide. (1947). The inhibition of germination, caused by extracts of seedballs of the sugarbeet (*Beta vulgaris*). Proc. Ron. Ned. Acad. Wet. Amsterdam, 50 : 527. — Evenari M. (1949). Germination inhibitors. Bot. Rev., 15, 3. — Farkas G. L. (1954). Die toxische Wirkung einiger Zucker auf die Wurzel der Pflanzen Zuckerantagonismen. Biol. Zentralbl., 73, 9—10. — Flemion F. (1933). Dwarf seedlings from non-after-ripened embryos of *Rhodotypus kerrioides*. Contr. Boyce Thompson Inst., 5, 1. — Flemion F. (1934). Dwarf seedlings from non-after-ripened embryos of peach, apple and hawthorn. Contr. Boyce Thompson Inst., 6, 2. — Flemion F. (1936). A rapid method for determining the germinative power of peach seeds. Contr. Boyce Thompson Inst., 8, 4. — Flemion F. (1938). A rapid method for determining the viability of dormant seeds. Contr. Boyce Thompson Inst., 9 : 339—351. — Flemion F. (1941). Further studies on rapid determination of the germinative capacity of seeds. Contr. Boyce Thompson Inst., 11 : 455—464. — Fries N. (1955). Further experiments on the response of decotylised pea seedlings to arginine. Physiol. Plant, 8, 1. — Fries N. (1960). The effect of adenine and kinetine on growth and differentiation of *Lupinus*. Physiol. Plant, 13, 3. — Furuya M. a. K. Soma. (1957). The effects of auxins on the development of bean embryos cultivated in vitro. Journ. fac. Sci. Univ. Tokyo, 7, 1—3. — Galston A. W. (1948). On the physiology of root initiation in excised *Asparagus* stem tips. Am. Journ. Bot., 35, 5. — Gautheret R. J. (1942). Manuel technique de cultures de tissus végétaux. — Gautheret R. J. (1959). La culture des tissus végétaux; techniques et réalisations. — Gorter C. G. (1955). In vitro culture of *Cyclamen* embryos. Proceedings, 58, 3. — Govila O. P., C. H. Rao a. R. D. Iyer. (1963). Experiments on sterilization of culture media by gamma rays. Plant tissue and organ culture. A symposium. Delhi. — von Guttenberg H. a. H. L. Wiedow. (1952). Ueber den Wirkstoffbedarf isolierter Haferembryonen. Planta, 41, 2. — Haagen-Smit A. J., R. Siu a. G. Wilson. (1945). A method for the culturing of excised immature corn embryos in vitro. Sci., 101, 2618. — Hall C. B. (1948). Culture of *Solanum nigrum* embryos. Amer. Soc. Hort. Sci. Proc., 52 : 343—346. — Halperin W. a. D. F. Wetherell. (1964). Adventive embryony in tissue cultures of the wild carrot *Daucus carota*. Am. Journ. Bot., 51, 3. — Hannig E. (1904). Ueber die Kultur von Cruciferen-Embryonen ausserhalb des Embryosacks. Bot. Zeitung, 62 : 45—80. — Harris G. P. (1953). Amino-acids and the growth of isolated oat embryos. Nature, 172, 4387. — Harrow B. (1946). Textbook of biochemistry. — Heller R. (1954). Les besoins minéraux des tissus en culture. L'ann. biol., 3 ser., 30 : 7—10. — Hoffmannowa A. (1964). Some aspects of sugar nutrition of excised embryos of *Lupinus luteus* L. and *Brassica oleracea* L. Acta soc. bot. Poloniae, 33, 1. — Honma S. (1955). A technique for artificial culturing of bean embryos. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 65 : 405—408. — Johri B. M. a. Y. P. Singh Bajaj. (1962). Behavior of mature embryos of *Dendrophthoe falcata* (L. f.) Ettin. in vitro. Nature, 193, 4811. — Johri B. M. a. Y. P. Singh Bajaj. (1963). In vitro response of the embryo of *Dendrophthoe falcata* (L. f.) Ettings. Plant tissue and organ culture. A symposium. Delhi. — Kanta Kusum. (1960). Intraovarian pollination in *Papaver rhoeas* L. Nature, 188, 4751. — Kanta K., N. S. Ranga Swamy a. P. Maheshwari. (1962). Test-tube fertilization in a flowering plant. Nature, 194, 4835. — Kapoor M. (1959). Influence of growth substances on the ovules of *Zephyranthes*. Phytomorph., 9, 4. — Karstens W. K. H. a. Vera de Meester-Manger Cats. (1960). The cultivation of plant tissue with starch as a source of carbon. Acta Bot. Neerl., 9, 1—2. — Keim W. F. (1953). Interspecific hybridization in *Trifolium* utilizing embryo culture techniques. Agron. Journ., 45, 12. — Kent N. a. Brink R. A. (1947). Growth in vitro of immature *Hordeum* embryos. Sci., 106, 2762. — Kerr T. a. D. B. Anderson. (1944). Osmotic quantities in growing cotton bolls. Plant Physiol., 19 : 338—349. — Klein R. M. (1964). Repression of tissue culture growth by visible and near visible radiation. Plant Physiol., 39, 4. — Knudson L. (1946). A new nutrient solution for the germination of orchid seeds. Amer. Orchid. Soc. Bull., 15 : 214—217. — Kögl F. A. a. J. Hagen-Smit. (1936). Biotin und Aneurin als Phytohormone. Ein Beitrag zur Physiologie der Keimung. Zeitschr. Physiol. Chem., 243 : 209—226. — Kruyt W. (1952). Effect of some plant growth substances on early growth of pea embryos in sterile culture: a study in connection with the problem of hormonisation of seeds (Preliminary note). Proc., ser. C, 5, 4. — Kuo J. S. a. F. H. Wang. (1963). The effect of IAA and coconut milk on the growth of immature sunflower embryos cultured in vitro. Acta Bot. Sinica, II, 2. — La Croix L. J., J. Naylor a. E. N. Larter. (1962). Factors controlling embryo growth and development in barley *Hordeum vulgare* L. Canad. Journ. Bot., 40, 11. — Laibach F. (1925). Das Taubwerden von Bastardsamen und die künstliche Aufrucht früh absterbender Bastard-Embryonen. Zeitschr. f. Bot., 17 : 417—459. — Laibach F. (1929). Ectogenesis in plants: methods and genetic possibilities of propagating embryos otherwise dying in the seed. Journ. Hered., 20 : 201—208. — Lammerts W. E. (1942). Embryo culture an effective technique for shortening the breeding cycle of deciduous trees and increasing germination of hybrid seed. Am. Journ. Bot., 29 : 166—171. — Lammerts W. E. (1946). Use of embryo culture in

rose breeding. B. Plants and Gardens, 2, 2. — Lange C. T. a. P. R. Desjardins. (1957). A glass support for plant tissue pieces cultured in liquid medium. Bull. Torrey Bot. Club, 84, 1. — La Rue C. D. (1936). The growth of plant embryos in culture. Bull. Torrey Bot. Club, 63, 7. — La Rue C. D. (1942). The rooting of flowers in sterile culture. Bull. Torrey Bot. Club, 69, 5. — La Rue C. D. a. G. S. J. Avery. (1938). The development of the embryo of *Zizania aquatica* in the seed and in artificial culture. Bull. Torrey Bot. Club, 65, 1. — La Rue C. D. a. J. Merry. (1939). The development of excised maize embryos in an atmosphere of nitrogen. Am. Journ. Bot., 26. — Lee A. E. (1952). The growth of excised immature sedge embryos in culture. Bull. Torrey Bot. Club, 79, 1. — Lenz L. W. (1954). The endosperm as a barrier to intersectional hybridization in *Iris*. El Aliso, 3, 1. — Li T. T. (1934). The development of *Ginkgo* embryo in vitro. Sci. Repts. Nat. Tsing Hua Univ., ser. B., 2 : 41—52. — Li T. T. a. T. Shen. (1934). The effect of «pantothenic acid» on the growth of the radical of *Ginkgo* embryos in artificial media. Sci. Repts. Nat. Tsing Hua Univ., ser. B, 20 : 53. — Lofland H. B. J. (1950). In vitro culture of the cotton embryo. Bot. Gaz., III, 3. — Maekawa F., Masayuki Takeuchi a. Hiroyuki Kato. (1963). «Embryogenesis» in vitro. Journ. Japan. Bot., 38, 4. — Maheshwari N. (1958). In vitro culture of excised ovules of *Papaver somniferum*. Sci., 127, 3294. — Maheshwari N. a. M. Lal. (1958). In vitro culture of ovaries of *Iberis amara* L. Nature, 181, 4609. — Maheshwari N. a. M. Lal. (1961). In vitro culture of excised ovules of *Papaver somniferum* L. Phytomorph., II, 3. — Maheshwari P. a. B Baldev. (1961). Artificial production of buds from the embryos of *Cuscuta reflexa*.-Nature, 191, 4784. — Maheshwari P. a. B. Baldev. (1962). In vitro induction of adventive buds from embryos of *Cuscuta reflexa* Roxb. Plant embryology. A symposium. — Maheshwari P. a. K. Kanta. (1961). Intraovarian pollination in *Eschscholtzia californica* Cham., *Argemone mexicana* L. and *A. ochroleuca* Sweet. Nature, 191, 4785. — Maheshwari P. a. K. Kanta. (1962). Intraovarian pollination in *Eschscholtzia californica* Cham. a. *Papaver rhoeas* L. Plant embryology. A symposium. — Maheshwari P. a. N. S. Ranga Swamy. (1958). Polyembryony and in vitro culture of embryos of *Citrus* and *Mangifera*. Ind. Journ. Hort., 15, 3—4. — Matsubara S. (1962). Studies on a growth promoting substance «embryo factor», necessary for the culture of young embryos of *Datura tatula* in vitro. Bot. Mag., 75, 883. — Mauney J. R. (1961). The culture in vitro of immature cotton embryos. Bot. Gaz., 122, 3. — Mauney J. R., W. S. Hillman, C. O. Miller, F. Skoog, R. A. Clayton a. F. M. Strong. (1952). The bioassay, purification and properties of a growth factor from coconut. Physiol. Plant, 5, 4. — Mc Lean S. W. (1946). Interspecific crosses involving *Datura ceratocaula* obtained by embryo dissection. Am. Journ. Bot., 33, 8. — Mericle L. W. a. R. P. Mericle. (1961). Radiosensitivity of the developing plant embryo. Brookhaven symp. biol.. 14. — Merry J. (1941). Studies on the embryo of *Hordeum sativum*. I. The development of the embryo. Bull. Torrey Bot. Club, 68, 8. — Merry J. (1942). Studies on the embryo of *Hordeum sativum*. II. The growth of the embryo in culture. Bull. Torrey Bot. Club, 69, 5. — Miettinen J. K. (1959). Assimilation of aminoacids in higher plants. Symp. Soc. Exp. Biol., 13 : 210—229. — Murray M. R. a. G. A. Kopech. (1953). Bibliography of the research in tissue culture, 1884—1950. — Nakaiaima T. a. H. Morishima. (1958). Studies on embryo culture in plants. Embryo culture of interspecific hybrids in *Oryza*. Japan. Journ. Breed., 8, 2. — Newcomb M. a. R. Cleland. (1946). Aseptic cultivation of excised plant embryos. Sci., 104, 2701. — Nickell L. G. (1951). Embryo culture of weeping crabapple. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 57 : 401—405. — Nitsch J. P. (1951). Growth and development in vitro of excised ovaries. Am. Journ. Bot., 38, 7. — Nitsch J. P. a. C. Nitsch. (1955). The separation of natural plant growth substances by paper chromatography. Beit. Biol. Pflanzen, 31 : 387—408. — Norstog K. J. (1956). The growth of barley embryos on coconut milk media. Bull. Torrey Bot. Club, 83, 1. — Norstog K. J. (1961). The growth and differentiation of cultured barley embryos. Am. Journ. Bot., 48, 10. — Norstog K. J. a. J. E. Smith. (1963). Culture of small barley embryos on defined media. Sci., 142, 3600. — van Overbeek J. M. E. Conklin. a. A. F. Blakeslee. (1941). Factors in coconut milk essential for growth and development of very young *Datura* embryos. Sci., 94, 2441. van Overbeek J., M. E. Conklin a. A. F. Blakeslee. (1942). Cultivation in vitro of small *Datura* embryos. Am. Journ. Bot., 29.6. — van Overbeek J., R. Siu a. A. J. Haagen-Smit. (1944). Factors affecting the growth of *Datura* embryos in vitro. Am. Journ. Bot., 31.4. — Paris D. (1955). Action de quelques vitamines hydrosolubles sur les cultures de tissus végétaux. L'Ann. Biol., S. 3^e, 31, 1—4. — Paris D., J. Rietsema, S. Satina a. A. F. Blakeslee. (1953). Effect of amino acids, especially asparagic and glutamic acid and their amides, on the growth of *Datura stramonium* embryos in vitro. Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.), 39, 12. — Petru E., E. Hrabětová a. J. Tupý. (1964). The technique of obtaining germinating pollen without microbial contamination. Biol. Plant, 6, 1. — Raghavan V. a. J. G. Torrey. (1963). Growth and morphogenesis of globular and older embryos of *Capsella* in culture. Am. Journ. Bot., 50, 6. — Randolph L. E. (1945). Embryo culture of *Iris* seed. Brook. Bot. Gard. Rec., N. S., I, 4. — Randolph L. F. a. L. G. Cox. (1943). Factors influencing the germination of *Iris* seed and the relation of inhibiting substances to embryo dormancy. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 43 : 284—300. — Ranga Swamy N. S. (1958). Culture of nucellar tissue of *Citrus* in vitro. Experientia, 14, 3. — Ranga Swamy N. S. (1961). Experimental studies on female reproductive structures of *Citrus microcarpa* Bge. Phytomorph., II, 1—2. — Rappaport J. (1954). In vitro culture of plant embryos and factors controlling their growth. Bot. Rev., 20, 4. — Rau M. A. (1956). Studies on growth in vitro of excised ovaries. I. Influence of colchicine on the embryo and endosperm in *Phlox*. Phytomorph., 6, 1. — Rédei G. a. G. Rédei. (1955). Rearing wheats from ovaries cultured in vitro. Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae, 2, 1—2. — Reinert J. (1959). Ueber die Kontrolle der Morphogenese und die Induktion von Adventivembryonen an Gewebekulturen aus Karotten. Planta, 53, 3. — Reinert J. (1963). Experimental modification of organogenesis in plant tissue cultures. Plant tissue and organ culture. A symposium. — Rietsema J., S. Satina a. A. F. Blakeslee. (1953a). The effect of sucrose on the growth of *Datura stramonium* embryos in vitro. Am. Journ. Bot., 40, 7. — Rietsema J., S. Satina a. A. F. Blakeslee. (1953б). The effect of indole-3-acetic acid on *Datura* embryos. Proc. Nat. Acad. Sci., 39, 9. — Rietsema J., S. Satina a. A. F. Blakeslee. (1954). On the nature of the embryo inhibitor in ovular tumors of *Datura*. Proc. Nat. Acad. Sci., 40, 6. — Rijven A. H. G. C. (1952). In vitro studiesi on the embryo of *Capsella bursa pastoris*. Acta Bot. Néerl., I, 2. — Rijven A. H. G. C. (1955). Effects of glutamine, asparagine and other related compounds on the in vitro growth of embryos of *Capsella bursa pastoris*. Proc., 58, 3. — Rijven A. H. G. C. (1956). Glutamine and asparagine as nitrogen sources for the growth of plant embryos in vitro. A comparative study of 12 species. Austral. Journ. Biol. Sci., 9, 4. — Rijven A. H. G. C. (1958). Effects of some inorganic nitrogenous substances on growth and nitrogen assimilation of young plant embryos in vitro. Austral. Journ. Biol. Sci., II, 2. — Riker A. J. a. A. E. Gutsche. (1948). The growth of sunflower tissue in vitro on synthetic media with various organic and inorganic sources of nitrogen. Am. Journ. Bot., 35 : 227—238. — Sabharwal P. S. (1962). In vitro culture of nucelli and embryos of *Citrus aurantifolia* Swingle. Plant embryology. A symposium. — Sabharwal P. S. (1963). In vitro culture of ovules, nucelli and embryos of *Citrus reticulata* Blanco var. *Nagpuri*. Plant tissue and organ culture. A symposium. — Sachar R. C. a. B. Baldev. (1958). In vitro growth of ovaries of *Linaria maroccana* Hook. Cur. Sci., 27, 3. — Sachar R. C. a. M. Kapoor. (1958). Influence of kinetin and gibberellic acid on test tube seeds of *Cooperia*. Naturwiss., 45, 22. — Sachet M. (1948). Fertilization in six incompatible species crosses of *Datura*. Am. Journ. Bot., 35, 5. — Sanders M. E. (1950). Development of self and hybrid *Datura* embryos in artificial culture. Am. Journ. Bot., 37, 1. — Sanders M. E. a. P. R. Burkholder. (1948). Influence of amino acids on growth of *Datura* embryos in culture. Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.), 34, 11. — Sanders M. E. a. N. K. Ziebur. (1963). Artificial culture of embryos. Recent advances in the embryology of angiosperms. — Sahröder C. A. (1961). Some morphological aspects of fruit tissues grown in vitro. Bot. Gaz., 122, 3. — Sircar S. M. a. A. N. Lahiri. (1956). Studies on the physiology of rice. XII. Culture of excised embryos in relation to endosperm auxin and other growth factors. Proc. Nat. Inst. Sci. India, 22, 4. — Skirm G. W. (1942). Embryo culturing as an aid to plant breeding. Journ. Hered., 33, 6. — Slatter E. M. (1950). The culture of *Iris* embryos on nutrient agar. Kew Bull., 3 : 425—430. — Smith P. G. (1944). Embryo culture of a tomato species hybrid. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 44 : 413—416. — Solomon B. (1949). An inhibitor in autoclaved malt preventing the in vitro growth of *Datura* embryos. Thesis, Smith College. — Solomon B. (1950). Inhibiting effect of autoclaved malt preventing the in vitro growth of *Datura* embryos. Am. Journ. Bot., 37. 1. — Spoerl E. (1948). Amino acids as sources of nitrogen for orchid embryos. Am. Journ. Bot., 35, 2. — Steinberg R. A. (1947a). Growth response to organic compounds by tobacco seedlings in aseptic culture. Journ. Agric. Res., 75, 3. — Steinberg R. A. (1947б). Effect of initial acidity on calcium and magnesium requirements of tobacco in aseptic culture. Journ. Agric. Res., 75, 9—10. — Steinberg R. A. (1949). Symptoms of amino acid action on tobacco seedlings in aseptic culture. Journ. Agric. Res., 78 : 733—741. — Stevenson F. F. (1956). The behaviour of *Citrus* tissues and embryos in vitro. Biol. Abs., 31 : 3256. — Steward F. C., M. O. Mapes, A. E. Kent a. R. D. Holsten. (1964). Growth and development of cultured plant cells. Biochemical and morphogenetic studies with cells yield new evidence on their metabolism and totipotency. Sci., 143, 3601. — Steward F. C. a. E. M. Shantz. (1954). L'Ann. Biol., Ser. 3, 30, 7—10. — Stingl G. (1907). Experimentelle Studie über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen. Flora, 97 : 308—331. — Stokes P. (1952). A new technique for sterile culture of plant embryos in vitro. Nature, 170 : 4319. — Szweykowska A. (1959). The effect of nitrogen feeding on anthocyanin synthesis in isolated red cabbage embryos. Acta soc. bot. Poloniae, 28, 3. — Szweykowska A., M. Gierczak a. R. Luszczak. (1959). Anthocyanin synthesis in isolated embryos of red cabbage and radish. Acta soc. bot. Poloniae, 28, 3. — Tamaoki T. a. A. J. Ullstrup. (1958). Cultivation in vitro of excised endosperm and meristem tissues of corn. Bull. Torrey Bot. Club, 85, 4. — Tukey H. B. (1933). Artificial culture of sweet cherry embryos. Journ. Hered., 24, 1. — Tukey H. B. (1934). Artificial culture methods for isolated embryos of deciduous fruits. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 32: 313—322. — Tukey H. B. (1936). Development of cherry and peach fruits as affected by destruction of the embryo. Bot. Gaz., 98, 1. — Tukey H. B. (1937). Plant parts of deciduous fruits which give evidence of being favorable for tissue culture. Proc. Nat. Acad. Sci., 23 : 577—580. — Tukey H. B. (1938). Growth patterns of plants developed from immature embryos in artificial culture. Bot. Gaz., 99, 3. — Tukey H. B.

(1 944). The excised embryo method of testing the germinability of fruit seed with particular reference to peach seed. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 45 : 211—219. — Tukey H. B. a. A. Lee. (1937). Embryo abortion in the peach in relation to chemical composition and season of fruit ripening. Bot. Gaz., 98 : 586—597. — Tulecke W., L. H. Weinstein, A. Rutner a. H. J. Laurencot. (1961). The biochemical composition of coconut water (coconut milk) as related to its use in plant tissue culture. Contr. Boyce Thompson Inst., 21, 2. — Uhvitis R. (1946). Effects of osmotic pressure on water absorbtion and germination of alfalfa seeds. Am. Journ. Bot., 33 : 278. — Uttaman P. (1949a). Culturing of pro-embryos of normal diploid corn (maize) aged 3 to 7 days. Curr. Sci., 18, 6. — Uttaman P. (1949б). The effect of coconut water on the growth of immature embryos of corn (maize). Curr. Sci., 18, 7. — Uttaman P. (1949в). Embryo culture to obtain F_1 plants in incompatible crosses in corn (maize). Curr. Sci., 18, 8. — Uttaman P. (1949г). A study in contrast of the effects of coconut water on the growth of immature embryos of corn (maize) when applied before and after germination of the embryo. Curr. Sci., 18, 9. — Vacin E. F. a. F. Went. (1949). Some pH changes in nutrient solutions. Bot. Gaz., 110, 4. — Veen H. (1963). The effect of various growth-regulators on embryos of *Capsella bursa-pastoris* growing in vitro. Acta Bot. Néerl., 12, 2. — Wardlaw C. W. (1955). Embryogenesis in plants. — Went F. W. (1953). The effect of temperature on plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol., 4 : 347—362. — Werckmeister P. (1962). Ueber embryonales Wachstum ausserhalb des Samens, Keimung und Keimverzug. Untersuchungen an Bastardsamen und Embryonen der Gattung *Iris* L. Biol. Zentralbl., 81, 6. — Wetherell D. F. a. W. Halperin. (1963). Embryos derived from callus tissue cultures of the wild carrot. Nature, 200, 4913. — White P. R. (1932). Plant tissue cultures. A preliminary report of results obtained in the culturing of certain plant meristems. Arch. Exp. Zellforsch., 12, 4. — White P. R. (1937). Vitamin B_2 in the nutrition of excised tomato roots. Plant Physiol., 12 : 803—811. — White P. R. (1939). Glycine in the nutrition of excised tomato roots. Plant Physiol., 14 : 527—538. — White P. R. (1940). Sucrose vs. dextrose as carbohydrate source for excised tomato roots. Plant Physiol., 15 : 355—358. — White P. R. (1954). The cultivation of animal and plant cells. — Withner C. L. (1942). Nutrition experiments with orchid seedlings. Amer. Orchid Soc. Bull., 11 : 112—114. — Withner C. L. (1943). Ovule culture: a new method for starting orchid seedlings. Amer. Orchid Soc. Bull., 11 : 261—263. — Withner C. L. (1955). Ovule culture and growth of *Vanilla* seedlings. Amer. Orchid Soc. Bull., 24, 6. — Withner C. L. (1959). The orchids. — Wren M. J. a. J. W. Hannay. (1963). Ageing in roots of groundsel *Senecio vulgaris* L. I. The root system of seedlings cultured aseptically in darkness. New Phytol., 62, 3. — Wright J. E. a. A. M. Srb. (1950). Inhibition of growth in maize embryos by canavanine and its reversal. Bot. Gaz., 112 : 52. — Ziebur N. K. (1951). Factors influencing the growth of plant embryos. Plant Growth Substances. — Ziebur N. K. a. R. A. Brink. (1951). The stimulative effect of *Hordeum* endosperm on the growth of immature plant embryos in vitro. Am. Journ. Bot., 38, 4. — Ziebur N. K., R. A. Brink, L. H. Graf a. M. A. Stahmann. (1950). The effect of casein hydrolisate on the growth in vitro of immature *Hordeum* embryos. Am. Journ. Bot., 37,2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 III 1965)

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92

АНДРЕЙ ИВАНОВИЧ БАРБАРИЧ

(К 60-летию со дня рождения)

27 августа 1963 г. Андрею Ивановичу Барбаричу, старшему научному сотруднику Института ботаники АН УССР, ответственному секретарю Украинского ботанического общества, кандидату биологических наук, лауреату Государственной премии, исполнилось 60 лет.

Андрей Иванович родился в г. Остре Черниговской губернии (ныне Черниговская обл., Козелецкий р-н) в семье рабочего водного транспорта. Начальное образование он получил в г. Остре в 4-летней начальной школе и в Высшем начальном училище (1911—1919 г.). С 1919 г. по 1924 г. А. И. работал в различных учреждениях г. Остра. В 1922 г. поступил на Остерские трехлетние вечерние педагогические курсы, после их окончания, с 1924 г., пять лет работал учителем в Остерской семилетней школе. В 1929 г. А. И. поступил в Киевский институт народного образования (реорганизованный с осени 1933 в Киевский государственный университет) на биологический факультет; после окончания его в 1933 г. проходил аспирантуру при Институте ботаники АН УССР и окончил ее в 1935 г. В 1939 г. в Харьковском университете защитил кандидатскую диссертацию на тему «Растительность Правобережного Полесья Украинской ССР». В апреле 1940 г. ему было присуждено ученое звание старшего научного сотрудника. Во время войны А. И. находился в г. Уфе, куда была эвакуирована АН УССР, после чего вместе с Институтом ботаники АН УССР в 1943 г. переехал в г. Москву, а 12 III 1944 снова вернулся в освобожденный Киев.

В настоящее время А. И. работает в Институте ботаники АН УССР в должности старшего научного сотрудника отдела высших растений.

Еще до Великой Отечественной войны А. И. начал изучение флоры и растительности Украинского Полесья, после войны он продолжил эту работу, и его исследования охватили территорию почти всего Полесья. Результаты были подытожены в 1955 г. в монографии «Флора и растительность Полесья Украинской ССР», опубликованной в сборнике «Очерки о природе и сельском хозяйстве Украинского Полесья» и в журнальных статьях («Рододендрон желтый — реликт третичной флоры на Украинском Полесье» в Укр. бот. журн. Киев, т. XIX, № 2 и «Меч-трава болотная — третичный реликт на южной окраине Украинского Полесья», Укр. бот. журн., т. XX, № 4, и др.).

Андрей Иванович работает в областях геоботаники, флористики, систематики растений, а также изучает растительное сырье для промышленности. Он провел большие работы по изучению дубильных растений на всей территории УССР и опубликовал в соавторстве с С. В. Гончаровым, З. Ф. Катиной и О. О. Соприко монографию «Дикорастущие дубильные растения Украины» (Киев, 1961 : 1—144), в которой выявлены природные запасы этих растений и приведено много оригинальных химических анализов дикорастущих дубителей. А. И. Барбарич — один из авторов монотомной «Флоры УССР», в которой он обработал ряд семейств (*Juncaceae*, *Pyrolaceae*, *Caprifoliaceae* и др.), а также «Определителя растений УССР» (изд. I, 1950 г. и изд. II, 1965 г.). За эту последнюю работу он в 1951 г. вместе с другими авторами был удостоен Государственной премии. А. И. Барбарич заканчивает составление «Библиографии по флоре и растительности УССР» и работает над изучением истории ботанической науки на Украине. Он опубликовал работы о жизни и деятельности выдающихся ученых-ботаников: В. И. Липского, В. Г. Бессера, А. Л. Андржиевского, А. С. Роговича. Во время пребывания в г. Уфе он обработал ряд семейств для «Определителя растений Башкирской АССР», который сейчас печатается Башкирским филиалом АН СССР. А. И. — один из авторов «Русско-украинского словаря ботанической терминологии и номенклатуры» (Киев, 1962).

А. И. Барбарич — член КПСС с 1948 г. Он активно участвует в общественной жизни, является членом многих научных обществ, ведет работу по охране природы и пропаганде научных и политических знаний. А. И. опубликовал 80 научных работ и много популярных книг и статей. Пожелаем ему дальнейших успехов в его научной и общественной работе.

Институт ботаники
Академии наук Украинской ССР,
г. Киев.

М. И. Котов.

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 581.9+581.524.44 (910)

С. Г. Сааков

О ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ о. КОМОДО В ИНДОНЕЗИИ

С 5 рисунками

Основная задача советско-индонезийской экспедиции на Малые Зондские острова — Комодо, Падар, Ринджа, Коде, а также на прибрежную западную часть о. Флорес, заключалась в том, чтобы изучить биологические особенности и условия обитания эндемичного для этих островов вида варана (Varanus komodoensis). В связи с этим нами производилось изучение растительности названных островов. Эти острова расположены в юго-восточной части Индонезии (рис. 1), между большими островами Сумбава и Флорес, в 5—7° южнее экватора, и примерно в 1700 км от Джакарты. О-ва Комодо, Падар, Ринджа и Коде с севера омываются морем Флорес, с юга — проливом Саву, соединяющим Яванскую впадину Индийского океана с морем Саву. На западе о. Комодо отделен от о. Сумбава рядом мелких островов (Сангеанг, Банту), а общее расстояние от восточного берега Сумбавы до Комодо 25 км. О-ва Ринджа и Коде расположены восточнее о. Комодо, рядом с о. Флорес и от последнего отделены проливом до 1 км ширины. Между собой о-ва Комодо, Падар, Ринджа и Коде отделены узкими проливами.

Все эти острова вулканического происхождения, гористы. На о. Комодо горы возвышаются до 600 м, на о. Падар — до 250 м, на о. Ринджа — до 700 м. Склоны гор обычно каменистые или скалистые, иногда задернованные злаками.

Метеорологические данные для о-вов Комодо, Падар, Ринджа и Коде отсутствуют, так как на них наблюдения никогда не велись. Сведения о выпадении осадков имеются лишь для смежных с ним островов Сумбава и Флорес, для общей ориентировки приведем эти данные. По наблюдениям, проводившимся в течение 45 лет в Бима, расположенном в прибрежной части на юге о. Сумбава, осадков выпадает примерно 1260 мм в год. На о. Флорес подобные наблюдения велись в 4 пунктах: в Рео, на северо-западе острова в год выпадает 1800 мм (по данным за 15 лет); в Рутенге, в центре западной части острова, на высоте 1200 м над ур. м. — 3600 мм (по данным за 10 лет); в Баджава, на юге западной части острова, на высоте 1250 м — 2390 мм (сведения за 15 лет); в Энде, в западной части острова — 1148 мм (по данным за 16 лет). Осадки выпадают неравномерно. Максимальное выпадение осадков наблюдается в течение зимних месяцев; с конца ноября по конец марта выпадает 70—75% годовых осадков. После дождливого сезона начинается предзасушливый — с апреля по июнь, вслед за которым наступает засушливый сезон — с июля по сентябрь, когда выпадает лишь 3.5—5% (в горах до 9%) годовых осадков; в последующие 2 месяца — октябрь и ноябрь, осадков выпадает несколько больше, и этот период считается преддождевым.

Во время нашего пребывания, в июле и августе 1962 г., на обследованных островах температура воздуха днем доходила до 40° в тени, вечером она падала до 26—30°, а под утро до 22—24°, а на высоте же 500—600 м (на о. Комодо и о. Ринджа) снижалась до 16—13°, поэтому было очень прохладно; на о. Падар температура ниже 19° не падала (даже под утро).

На о-вах Комодо, Падар, Ринджа, Коде, а также в прибрежной западной части о. Флорес климат суше, чем на о. Сумбава и в центральной части о. Флорес; сухость воздуха особенно заметна днем, примерно с 10 до 17 часов. Влияние сухости воздуха сказывается на состоянии растений и почвы. Поверхность почвы в это время покрывается трещинами (на открытых местах). Выкопка ямы требует больших усилий, так как почва сухая и плотная. Как правило, по утрам наблюдалась значительная роса, особенно на высоте 500—600 м, с листьев растений обильно падали капли, и обычно вся одежда к утру отсыревала.

На о-вах Комодо, Падар, Ринджа и Коде некоторые растения (*Sterculia*, *Albizzia*, *Zizyphus*, *Erythrina*, *Lannea*) в конце июля—начале августа были без листьев. Великан местной флоры — тамаринд *Tamarindus indica* также частично сбросил листья, и в то же время у него наблюдалось появление молодых листьев. Примерно через 3—4 недели молодые листья начали появляться у *Sterculia*, *Albizia* и других расте-

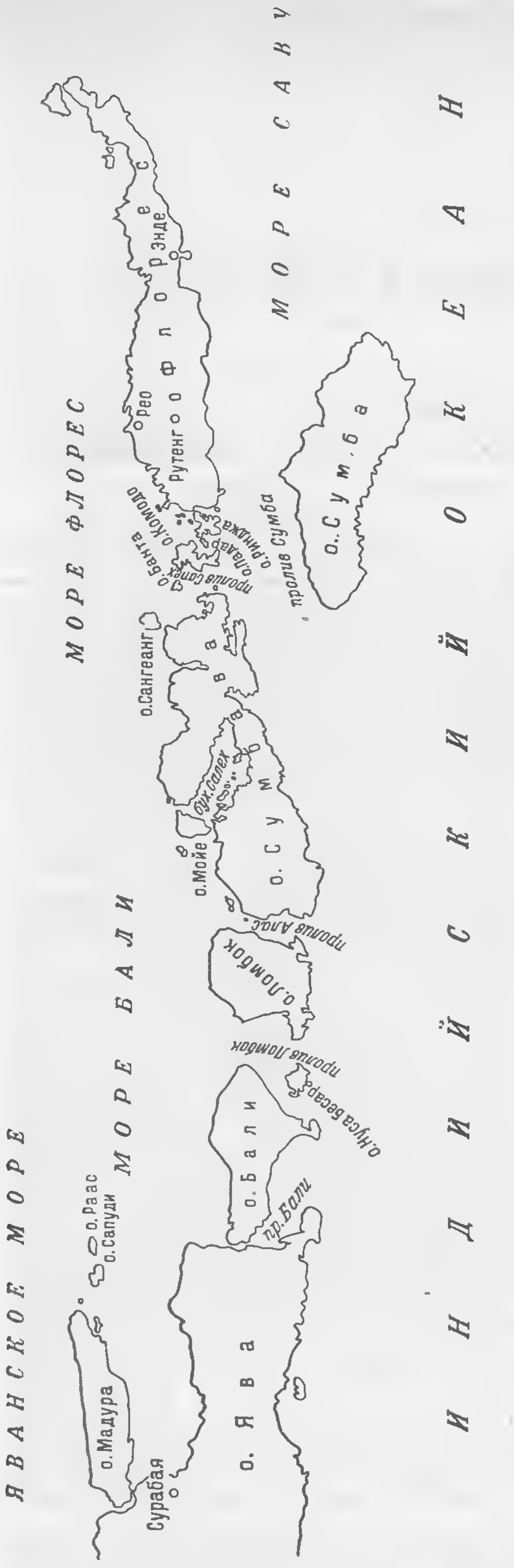


Рис. 1. Схематическая карта района расположения о. Комодо.

ний; начялось цветение *Erythrina* и стали появляться молодые листья. Злаки — *Themeda villosa*, *T. frondosa*, *Heteropogon contortus*. *Imperata cylindrica* и др., плотно покрывающие всю поверхность островов и достигающие высоты 60—70 см, до 1 м и иногда даже выше, были совершенно сухие. Молодые листья появились у злаков лишь после первого дождя — после 15 августа; особенно же это было заметно на участках, на которых сухой травостой сжигался.

На упомянутых 4 островах пресной воды очень мало. Она иногда встречается у подножья гор на берегу, иногда в зоне затопления во время приливов, а также в балках и долинах между отрогами гор (рис. 2); в дождливое время по долинам и балкам текут потоки воды, пересыхающие в засушливый период года.

Плотность населения островов весьма незначительна. Так, на о. Комодо, имеющем длину примерно 35—40 км и ширину от 3 до 15 км, имеется только одна деревня, в которой около 150 человек, на о. Падар (дл. 7 км, шир. 3 км) и на о. Коде населения нет; на о. Ринджа (дл. 25 км, шир. от 3 до 12 км) 7 семей обитают в 2 небольших деревушках, отделенных одна от другой рощей из кокосовой пальмы. Население живет в домах на сваях. Жители островов занимаются в основном рыболовством, составляющим главный источник их существования, и охотой, осуществляемой весьма примитивным способом (так как не разрешается иметь огнестрельное оружие). Для этого сжигают сухой травостой на склонах гор и на низменности; затем на дичь, подкармливающуюся невысокой зеленой травой на хорошо просматриваемых выжженных местах, натравливают собак.

На о. Комодо имеются небольшие посевы кукурузы и хлопчатника. Для посева кукурузы население уходит из деревни в небольшую долину, в юго-западную низменную часть острова, примерно в 4 км от деревни, на весь период дождей, с конца ноября до конца марта—начала апреля, т. е. до времени созревания кукурузы. Почва в этой долине суглинистая и глинистая. Семена в почву заделывают палками. Жители занимаются также сбором плодов тамаринда *Tamarindus indica*, плоды его сбивают палками или снимают руками, но нередко ломают крупные ветви, чтобы собрать килограмм плодов. Плоды продают на о. Сумбава, они являются предметом экспорта. Из домашних животных и птиц в деревнях разводят коз и кур.

Из диких животных на о-вах Комодо и Ринджа много оленей, кабанов и обезьян, кроме того, на о. Ринджа встречаются одичавшие буйволы и лошади.

Местом обитания варана, главного объекта исследований нашей экспедиции, являются как прибрежная часть острова, так и горы. Варан держится мест с высоким травостоем злаков (*Heteropogon*, *Themeda*); местами он встречается и в более низком травостое, высотой в 50—60 см. В жаркое время дня, когда варан нуждается в прохладе, он прячется в зарослях кустарников и среди деревьев (*Tamarindus*, *Zizyphus*, *Albizzia*, *Diospyros*, *Caesalpinia*, *Cassia*, *Ficus*, *Calophyllum*, *Capparis*, *Borassus*, *Gigantocloea spinosa*). Молодые вараны, в возрасте от 3—5 месяцев до 2 лет, живут в густом древостое, изобилующем лианами. Они иногда взбираются на невысокие деревья, в частности на пальмы, поскольку последние выдерживают вес пресмыкающегося. Кроме растений, обладающих широкой кроной, варан для своего дневного пребывания находит прохладное убежище среди кустарников (*Jatropha*, *Tabernemontana*, *Murraya* и других) и различных вьющихся растений (*Azima*, *Canavalia*, *Entada* и др.).

Рис. 2. Дно одной из балок, на высоте 400 м над ур. м. О. Комодо, июль 1962 г.

Плоды *Zizyphus* охотно поедаются кабанами и различными видами птиц, особенно из семейства куриных и попугаями. Плоды многих деревьев (*Zizyphus* и др.), а также цветки (*Hibiscus* и др.) охотно едят обезьяны. Наличие растений из семейства бобовых способствует существованию множества крыс, также охотно поедаемых варанами.

На всех обследованных островах (Комодо, Падар, Ринджа, Коде) ряд растений имеет широкое распространение, как например тамаринд *Tamarindus indica*, *Zizyphus jujuba*, *Schleichera oleosa*, *Caesalpinia*, пальмы *Borassus sundaicus*.

На о. Комодо на фоне злака *Heteropogon contortus*, густо покрывающего склоны гор, рощицами, группами и единично встречаются пальмы *Borassus sundaicus*, создавая специфичный ландшафт саванны. Господствующей породой здесь является упомянутая пальма. То же самое можно видеть и на о. Ринджа. Не менее типичной является ассоциация из злака *Heteropogon*, кустарника *Psoralea corylifolia* и деревьев *Zizyphus jujuba* и *Schleichera oleosa*. Нередко на открытых местах встречаются группы из *Tamarindus indica*, *Schleichera oleosa*, *Caesalpinia sappan* и *C. lebekk*; под пологом *Tamarindus* часто можно видеть пальму *Corypha utan*, которая предпочитает тенистые места, в противоположность пальме *Borassus sundaicus*, господствующей на открытых местах, на солнцепеке. Пальма *Corypha utan* не достигает большой высоты, так как ее листья в значительных количествах срезаются местным населением для своих хозяйственных нужд; нередки растения с 1—2 старыми листьями, над которыми выделяется не менее одного десятка длинных зеленых черешков от срезанных пластинок листа.

Тамаринд *Tamarindus indica* обычно растет на открытых солнечных местах; деревья достигают 20 м высоты при окружности в 1—2 обхвата и образуют широкую, но негустую крону. *Zizyphus jujuba* — деревья до 8 м высоты, с типичной почти полукруглой формой кроны, в засушливый период сбрасывающие бóльшую часть листвы. На склоне гор, на высоте 450—500 м имеются чистые заросли бамбука *Gigantochloa spinosa*, много вьющихся растений — *Entada phaseoloides*, *Vitex pinnata* и др.; группами встречаются *Tamarindus indica*, *Zizyphus jujuba*, *Diospyros malabarica*, *Ficus* *infectoria* и другие виды фикусов. Весьма густо растет *Themeda frondosa*. Кустарник *Psoralea corylifolia* местами встречается через каждые 1—1.5 м. В небольших балках обычны густые чащи из различных пород деревьев и среди них. особенно по опушкам леса, выделяются крупные деревья тамаринда и более мелкие — *Zizyphus jujuba*, *Spondias dulcis*, *Diospyros malabarica*, *Caesalpinia sappan*, *C. lebekk*, а также бамбук *Gigantochloa spinosa*, *Vitex pinnata*, *Bauhinia*; на тамаринде поселяется много эпифитных орхидей (*Dendrobium*, *Vanda*).

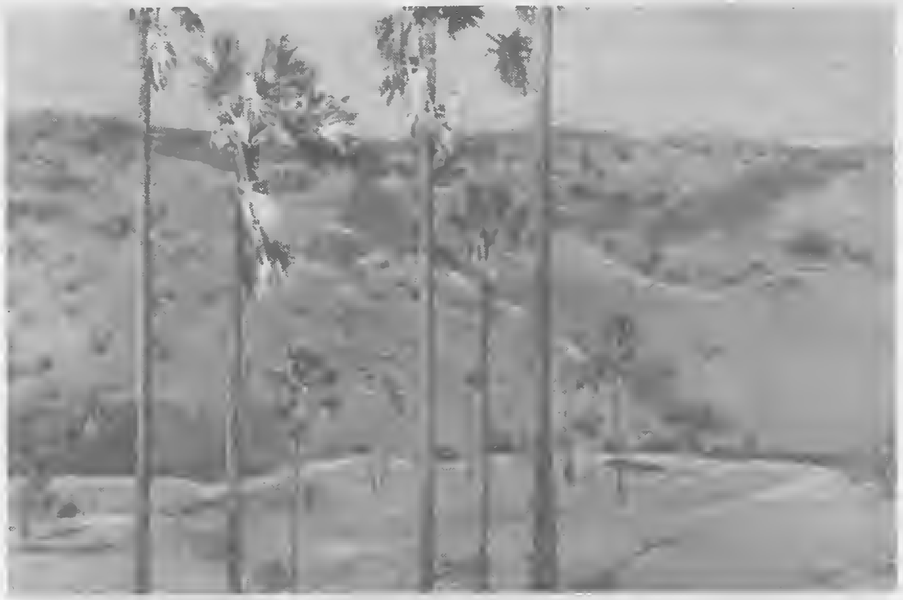


Рис. 3. Рощица пальмы *Borassus sundaicus* Becc.; травяной покров — злак *Heteropogon hirtus* Pers., на о. Комодо, август 1962 г.

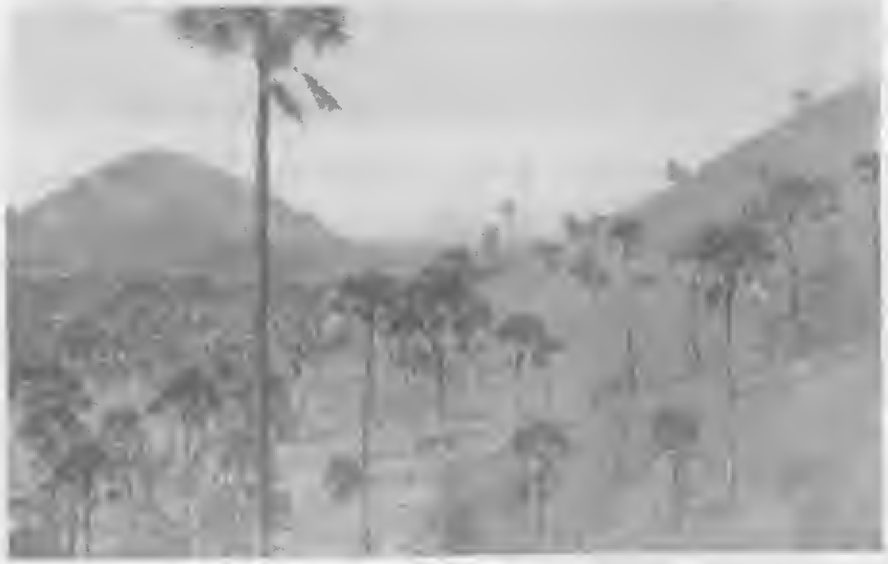


Рис. 4. Пальмовая саванна — пальмы *Borassus sundaicus* Becc. на о. Комодо, август 1962 г.

Западные склоны гор о. Комодо покрыты злаками *Heteropogon contortus*, *Themeda frondosa* и частично *Justicia simplex*. На высоте 600 м иногда можно встретить траву аланг-аланг *Imperata cylindrica*. В зарослях бамбука *Heterochloa spinosa* растут *Tetrastygma lanceolatum*, *Diospyros malabarica*, *Tabernaemontana*, *Gmelina asiatica*; много *Ficus* sp., *Albizzia lebekk*, *Sterculia foetida*. На одной из опушек чащи были обнаружены *Podocarpus blumei*, *Flagellaria indica*, *Diospyros javanica*, *Erythrina titosperma*, 2 вида акации *Acacia* sp. с двоякоперистыми листьями и филлодиями, *Melia azedarach*. В тенистой чаще вдоль балки, по которой во время дождей текут потоки воды, растут крупные панданусы с длинными линейными листьями до 2 м длины. Стволы их имеют 12—15 см в диаметре, нижняя часть ствола стелется по поверхности почвы и затем принимает вертикальное положение, достигая 3 м высоты. Тут же были обнаружены ротанговая пальма *Calamus*, *Mapania* sp., *Litsea* sp., *Derris scandens*, *Tabernaemontana*. Над этими растениями возвышались крупные деревья *Sterculia foetida*, высотой 25—30 м, и *S. urceolata*, с толстыми, в 2 обхвата, светло-серыми стволами; фикусы, в частности *Ficus benjamina*. Под густой тенью *Tamarindus indica*, *Ficus* и некоторых других растений произрастают пальмы *Arenga pinnata*, высотой в 4—5 м, с крупными перистыми листьями, *Planchonia timorensis*. На дне высохшего ручья, в тени — *Ruellia* sp., *Centella asiatica*.

Примерно в 3 км от деревни, на берегу, сразу же за линией прилива, на песчаной почве растет *Spinifex littoreus*, а за ним вся поверхность в основном покрыта *Heteropogon contortus*; здесь же из древесных пород произрастают *Xylocarpus moluccensis* (деревья 6—7 м выс.), *Thespesia populnea*, высотою 4 м, *Lumnitzera racemosa* (выс. 3 м), *Pongamia pinnata*, *Pandanus* sp. (выс. 4 м), *Hibiscus tiliaceus*, *Bauhinia binata*, *Capparis sepiaria*, *Crotalaria retusa* (цветки и молодые плоды); примерно в 50 м от берега много деревьев *Avicennia marina*, достигающих 10 м выс. Как уже указывалось, значительная часть поверхности острова покрыта злаком *Heteropogon contortus*, причем все растения были сухие и имели яркую соломенно-желтую окраску. На высоте 500 м в некоторых местах на плотных суглинистых почвах трава была зеленая; поскольку травостой высокий и очень густой, то обломки камней, которыми усеяна почти вся поверхность склонов, скрыты в траве.

Мангровые заросли, окаймляющие о. Комодо и о. Ринджа, состоят из *Rhizophora mucronata*; на берегу много *Capparis*, *Thespesia populnea*, *Pittosporum timorensis*, *Gymnosporia*, *Morinda tinctoria*, *Derris scandens*, *Leucocula* sp., *Caesalpinia bonducella*, *Xylocarpus molluccensis*, *Aegiceras* sp., *Pemphis acidula*, *Rhizophora mucronata* (большие деревья, достигающие 15 м выс.).

Примерно в 4 км южнее о. Комодо в небольшой бухточке также имеются мангровые заросли. За этими зарослями простирается низменность, занимающая территорию, шириной примерно в 1 км (до подножья гор) и в длину до 2 км. Мангровые заросли состоят из *Rhizophora mucronata* и *Sonneratia alba*; сразу за этими зарослями растут *Avicennia alba*, *Euphorbia* sp. (выс. до 4 м), *Barleria prionitis* (травянистое растение с красивыми оранжевыми цветками), *Pluchea indica* (кустарник из сем. *Compositae*).

Часть этой низменности во время сильных приливов заливается водой. Поверхность покрыта злаками *Themeda frondosa*, *Heteropogon*, местами *Setaria* sp. и *Chloris barbata*, а также деревьями, причем в большом количестве встречаются *Avicennia alba* (этот участок внешне производит впечатление сада из яблонь), *Jatropha curcas*, *Hyptis suaveolens*, *Bractiaria* sp., *Achyranthes aspera*. На низменности, не заливаемой водой, произрастают: *Heteropogon*, *Fimbristylis* sp., *Apluda* sp., *Tamarindus indica*, *Zizyphus jujuba*, *Diospyros montana*, *Albizzia lebbek*, *Corypha utan*, *Murraya exotica*, *Melia azedarach*, *Calotropis*, *gigantea*, *Gigantochloa spinosa*, *Sesbania javanica*, *Cosmos* sp., *Ricinus communis*, *Leucas javanica*, *Trema orientalis*, *Vernonia capituliflora*, *Sumbaviopsis* sp., *Euphorbia hirta* и др.

Во флоре о-вов Падар, Ринджа и Коде много общего с флорой о. Комодо. На этих островах из злаков также широкое распространение имеют *Heteropogon contortus* и *Themeda frondosa*, а из древесных пород — *Tamarindus indica*, *Zizyphus jujuba*. Травостой злаков высокий и очень густой. На о. Ринджа столь же много пальм *Borassus sundaicus*, как и на о. Комодо. На о-вах Падар и Коде эти пальмы отсутствуют. На о. Падар травяной покров состоит из *Spinifex litoreus*, *Themeda frondosa*, реже встречаются аланг-аланг *Imperata cylindrica*, *Heteropogon contortus* (в смеси с *Crotalaria retusa*). На фоне злаков единично и группами встречаются: *Tamarindus indica*, *Zizyphus jujuba*, *Capparis subacuta*, *Schleichera oleosa*, *Trichosantes* sp., *Morinda tinctoria*, а также *Abutilon atropurpureum*, *Datura metel*, *Crotalaria retusa*, *Pterocaulon cylindrostachyum*. Склоны невысоких гор каменистые, крутые, покрыты в основном *Heteropogon contortus* и *Themeda frondosa*, и на фоне их одиночно, реже группами встречаются *Tamarindus indica* или, чаще, *Zizyphus jujuba*. Сообщество представляет собой типичную саванну. Кроме указанных растений, тут встречались *Albizzia* и *Morinda*. По дну одной из немногочисленных балок протекает ручей. По обеим сторонам балки растут *Ficus benjamina* и *Buchanania arborescens*.

Мангровые заросли вдоль о. Падар состоят из *Rhizophora mucronata*. Берега острова покрыты коралловым песком. На берегу близ мангровых зарослей растут: *Thespesia populnea*, *Clerodendron inerme*, *Caesalpinia bonducella*, *Xylocarpus moluccensis*, *Bruguiera* sp., *Excoecaria agallocha* и др.

На о. Падар по верхней границе кораллового пляжа господствует *Spinifex litoreus*, а за ним значительная поверхность занята *Themeda frondosa*, реже встречаются *Imperata cylindrica*, *Heteropogon* и много *Crotalaria retusa*. Из древесных пород единично встречаются: *Tamarindus indica*, *Zizyphus jujuba*, *Schleichera oleosa*, *Ficus benjamina*, *Albizzia lebbek*, *Buchanania arborescens*, *Capparis subacuta*; из травянистых растений — *Abutilon atropurpurea*, *Datura metel*, изредка *Gossypium purpurascens*.

Флора о. Ринджа по своему составу и экологии имеет много общего с флорой о. Комодо. В мангровых зарослях, кроме *Rhizophora mucronata*, произрастает *Sonneratia alba*. На берегу много *Thespesia populnea*, *Caesalpinia jayabo*, *Calophyllum ino-*

phyllum; выше встречаются: *Capparis subovata*, *Albizzia lebbek*, *Ficus* sp., *Tamarinaus indica*, *Zizyphus jujuba*, местами пальма *Borassus sundaicus*, *Schoutenia ovata*, *Cassia fistula*, *Sterculia foetida*, *Melia azedarach*, *Psoralea corylifolia* и др. Здесь так же, как и на о. Комодо, некоторые склоны покрыты злаком *Heteropogon contortus* и пальмами *Borassus sundaicus* (рис. 5). Пальмы резко выделяются на гребнях склонов гор. Взрослые пальмы *Borassus sundaicus* имеют ствол высотой 20—25 м, окружность в 1—2 обхвата. Черешок листа 1—1.5 м дл.; черешки толстые, очень плотные. Пластинка листа длиной от 0.7 до 1—1.2 м; долей листа — 48—50, чаще — 70—80 шт. Молодые пальмы в возрасте 5—10 лет имеют более толстые стволы, чем взрослые, так как они сплошь и весьма густо покрыты влагалищами засохших листьев и засохшими листьями, а на верхушке ствола выступает пучок из зеленых и молодых листьев. Примерно в возрасте 13—15 лет снизу начинается оголение ствола и одновременно его более интенсивный рост в высоту. Молодые пальмы (сеянцы с 1—2 листьями) растут в значительном количестве недалеко от материнского растения. Двух-трехмесячные сеянцы развивают сравнительно глубокую корневую систему, до 50—60 см (на плотной глинистой почве). Пальма *Borassus sundaicus* весьма засухоустойчива и совершенно не боится солнца.

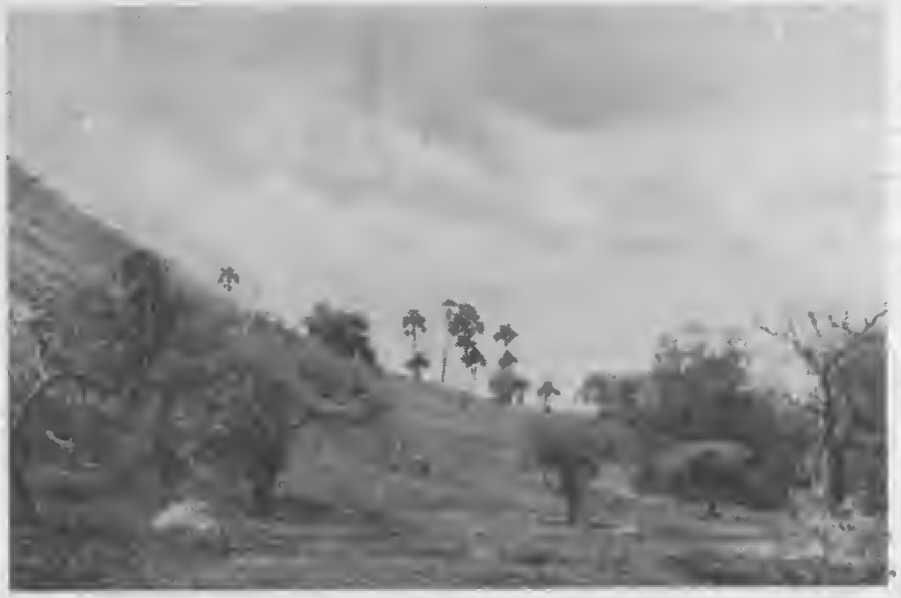


Рис. 5. Саванна — на переднем плане *Zizyphus jujuba* Lam. (без листьев), на заднем — пальмы *Borassus sundaicus* Becc., о-в Ринджа, август 1962 г.

На одном из участков острова, на песчаной почве, недалеко от берега, вся поверхность занята *Eragrostis* sp., *Calotropis gigantea*, *Hibiscus suranensis*. Далее, двигаясь от берега вглубь по примыкающей широкой балке, по которой в дождливое время бегут потоки воды, мы входим в лес. Здесь можно видеть *Cynometra ramiflora*, со стволом в 2 обхвата, высотой 20 м, *Amoora aphanomyxis* (в плодах), много лиан и в том числе *Bauchinia*, с длинными цепеобразными ветвями, густо оплетающими стволы и кроны деревьев. Тут же встречается пальма *Corypha utan* под пологом крупных деревьев *Tamarindus indica* и *Sterculia foetida*, *Harrisonia brownii*, *Ficus benjamina*, *Pithecellobium umbellatum* и других растений.

Мангровые заросли вокруг о. Ринджа по своему составу имеют много общего с манграми о. Комодо, о которых было сказано выше. В мангровых зарослях о. Ринджа, кроме *Rhizophora mucronata*, произрастает в основном *Sonneratia alba*. Берег моря песчаный; отдельные участки его покрыты *Ipomoea pes caprae*, с красивыми лиловатыми цветками и темно-зелеными плотными листьями; много крупных деревьев *Calophyllum inophyllum*. Рядом с упомянутой *Ipomoea* растет *Hibiscus*, а далее различные древесные породы (*Caesalpinia*, *Capparis*, *Ficus*, *Sterculia*, *Tamarindus* и др.). На берегу, примыкающем к мангровым зарослям, произрастают: *Thespesia populnea*, *Caesalpinia bonducella*, *Derris scandens*, *Morinda tinctoria*.

На о. Коде, в южной части, на берегу, от которого сразу начинается подъем в горы, вся поверхность песчаного берега покрыта *Sesuvium portulacastrum* и *Spinifex litoreus*. Далее встречаются кустарники: *Croton* sp., *Flacourtia* sp., *Capparis*, *Tabernaemontana*, *Excoecaria agallocha*, много *Euphorbia hirta*, *Sida cordifolia*, *Acalypha indica*, *Murraya paniculata*, *Clerodendron inerme*, а также *Tamarindus indica*, *Capparis lucida* и др.

В составе нашей экспедиции работал сотрудник гербария ботанического сада в Богоре г-н Неди, предварительный список растений о. Комодо составил г-н А. Дилми. В этом списке насчитывалось 134 вида. Учитывая также растения, зафиксированные г-ном Мухтаром, но отсутствовавшие в упомянутом списке гербария, мы имели список из 145 видов, относящихся к 119 родам.

Необходимо отметить, что в этом основном списке упоминаются растения (*Barringtonia*, *Annona squamosa*, *Jasminium parviflorum*, *Actinophora* sp., *Cyclosurus* sp., *Gossypium acuminatum*, *Ipomoea gracillis*, *Ixora* sp., *Paederia foetida*, *Salsola kali*, *Sonneratia* sp., *Trichadesma zeylanicum* и др.), которые ни на одном острове нами не были обнаружены, несмотря на подробные маршрутные обследования от берега до перевалов через горы. Плоды *Barringtonia* нами были обнаружены на о. Ринджа на берегу моря, в зоне прилива и отлива, что дает основание допустить о заносе (например, с о. Флорес) плодов *Barringtonia*, легко плавающих в воде.

В результате наших исследований было зафиксировано 273 вида растений, относящихся к 222 родам. Таким образом, дополнительно выявлено 120 видов, относящихся к 98 родам. Однако и этот список не является полным для флоры о-вов Комодо, Падар, Ринджа и Коде (ряд растений был без листьев, без цветков и плодов, и работа нами проводилась лишь в июле и в августе).

Приводим сводный список растений для о-вов Комодо, Падар, Ринджа и Коде.

В списке впервые указываются лимон и хлебное дерево, а также клещевина и хлопок. Путем расспросов жителей деревни на о. Комодо удалось выяснить интересные подробности об этих растениях.

В конце 80-х годов прошлого века на о. Комодо поселились выходцы с о. Амбон (о-в, расположенный недалеко от Зап. Ириана), о. Флорес и некоторых близлежащих островов. Тогда (приблизительно это произошло после 1881 г.). о. Комодо находился в ведении правителя о. Сумбава, который дал согласие на поселение при условии, если переселенцы обоснуются не в низменной прибрежной части острова, а в горах. Один из поселенцев по имени Ара вывез с собой семена лимона и хлебного дерева и посеял их недалеко от своего жилья, примерно 70—75 лет тому назад. В настоящее время на горе, названной по имени поселенцев, на высоте 500—600 м нет никаких следов былого жилья. Имеются лишь 2 лимона и 1 хлебное дерево.

Деревья лимона имеют по 4 толстых ствола, достигающие 7 м высоты. Деревья растут в чаще густого леса. Кора на стволах гладкая, серая. Плоды светло-желтые, поверхность их бугристая; диаметр плодов 5 см, длина 6 см, кора 0.3 см толщины. Мякоть плода и сок кисло-сладкие. Примерно 20 лет тому назад семена этого лимона были высеяны в дер. Комодо ныне здравствующим старостой деревни. Сохранилось 1 дерево, впервые оно плодоносило на 4-й год после посева.

Клещевина завезена японцами в период оккупации ими о. Комодо и других островов малого Зондского архипелага (в 1942—1945 гг.). Хлопчатник *Gossypium purpurascens* также завезен ими.

На западе о. Флорес в прибрежной части находится деревня Манджака. Из плодовых растений в этой деревне произрастают *Annona muricata* (2 дерева), *A. squamosa* (много), хлебное дерево и *Psidium guajava*. За деревней начинается склон, высотой 200 м. Тут по дороге в другую деревню, Бира, расположенную на плато примерно в 4 км от Манджака, встречается много деревьев (самосев) гваявы, кокосовой пальмы, бамбука *Gigantochloa spinosa*. Из других растений здесь сеют рис и кукурузу, разводят кокосовую пальму, хлебное дерево и кофе. В этой же деревне была обнаружена *Barringtonia spicata*. Вероятно, ее плоды, найденные на берегу о. Ринджа, приносятся на остров водой с берега о. Флорес (о. Флорес соединяется с о. Ринджа проливом примерно 0.4 км в самом узком месте).

В итоге представляется возможным отметить следующее.

1. На основании сравнения состава флоры (см. список) о-вов Комодо, Падар, Ринджа, Коде и частично прибрежной западной части о. Флорес можно констатировать много общего в их флористическом составе.

2. На указанных островах, кроме индо-малайской флоры, имеются представители австралийской флоры, что свидетельствует о имевшем место в геологическом прошлом разъединении территории, составлявшей некогда единую флористическую область.

3. Растительность на обследованных островах типа саванны и муссонных лесов.

4. Лимон, хлебное дерево, клещевина, хлопок, обнаруженные на островах, были занесены человеком в недавном прошлом (в конце XIX и в середине XX в.).

Находки плодов *Barringtonia*, а также *Cassia* на берегу о. Ринджа и о. Комодо, на которых указанные растения не произрастают, свидетельствуют о возможности заноса их водой со смежных с ними островов (вероятно, с о. Флорес).

5. Хорошее состояние кукурузы и хлопчатника, интродуцированных на острова, свидетельствует о возможности расширения их культуры.

6. Для полного изучения флоры посещенных нами островов необходимы дополнительные обследования их в различные сезоны года.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 II 1965).

Список растений, встречающихся на о. Комодо и соседних островах

Растения	Комодо	Падар	Ринджа	Коде
Acanthaceae				
Asystasia sp.	+	—	—	—
Barleria prionitis L.	+	++	++	—
Blepharis javanica Bremek	++	—	—	—
Hypoestes populifolia Miq.	+	—	++	—
H. rosea Decne.	+	—	++	—
Hypoestes sp.	+	++	++	—
Justicia simplex D. Don	+	—	—	—
Lepidagathis backeri Bremek	+	++	++	—
Ruellia sp.	++	—	—	—
Aizoaceae				
Glinus sp.	++	—	—	—
Sesuvium portulacastrum L.	—	++	++	—
Amaranthaceae				
Achyranthes aspera L.	+	—	—	++
Deeringia amaranthoides Merr.	+	++	—	—
Anacardiaceae				
Buchanania arborescens F. Muell. (=*B. florida* Schau.)	+	—	—	—
Lannea grandis Engl.	++	—	—	—
Mangifera indica L.	++	—	—	—
Semecarpus sp.	++	—	—	—
Spondias dulcis Forst.	++	—	—	—
Annonaceae				
Mitrephora sp.	—	—	++	—
Uvaria sp.	+	—	+	—
Apocynaceae				
Aganosma sp.	++	—	++	—
Alstonia sp.	++	—	++	++
Anisomeles indica Kuntze (=*A. ovata* Benth.)	++	—	—	—
Apocynum sp.	++	—	—	—
Cerbera manghas L. (=*C. odollam* Gaertn.)	—	—	++	—
Ochrosia tahitensis Baill.	++	—	++	—
Strophanthus sp. (*S. dichotomus* DC.)	++	++	—	—
Parsonsia sp.	—	—	++	—
Tabernaemontana sp.	+	—	++	++
Voacanga sp.	—	—	++	—
Wrightia pubescens R. Br.	+	—	++	—
Araceae				
Acorus sp.	—	—	++	—
Asclepiadaceae				
Calotropis gigantea Ait.	+	++	++	—
Hoya carnosa R. Br.	++	—	—	—
H. rumphii Blume	++	—	—	—
Hoya sp.	++	—	—	—
Telosma accedens (Blume) Backer	+	++	—	—
Bignoniaceae				
Oroxylon indicum Vent.	—	++	++	—

+ растения, известные ранее для островов.
++ растения, найденные советско-индонезийской экспедицией.

Продолжение

Растения	Комодо	Падар	Ринджа	Коде
Boraginaceae				
Cordia myxa L.	+	—	—	—
Tournefortia argentea L.	—	++	—	—
Burseraceae				
Protium javanicum Burm.	+	—	—	—
Capparaceae				
Capparis lucida Banks	+	—	++	—
C. micrantha A. Rich.	+	—	—	—
C. sepiaria L.	+	—	++	++
C. subacuta Miq.	+	++	++	++
Crataeva sp.	++	—	—	++
Chenopodiaceae				
Chenopodium sp.	++	++	—	—
Clusiaceae				
Calophyllum inophyllum L.	++	—	++	—
Calophyllum sp.	++	—	++	—
Garcinia sp.	—	—	++	—
Mammea timorensis Kosterm.	+	—	—	—
Combretaceae				
Combretum sundaicum Miq.	+	—	++	—
Lumnitzera racemosa Willd.	+	—	—	—
Terminalia catappa L.	—	—	++	—
Compositae (=Asteraceae)				
Ageratum conyzoides L.	+	—	—	—
Blumea balsamifera DC.	+	—	—	—
Cosmos sp.	++	—	—	—
Gynura procumbens Merrill	++	—	—	—
Laggera sp.	++	++	—	—
Pluchea indica Less.	++	—	—	—
Pterocaulon cylindrostachyum C. B. Clarke	+	—	++	—
P. sphacelatus Benth.	+	++	++	—
Vernonia capituliflora Miq.	+	++	++	—
Wedelia montana Boerl.	+	—	—	—
Convolvulaceae				
Convolvulus sp.	++	—	++	—
Ipomoea pes-caprae (L.) Roth	+	—	++	—
Ipomoea sp.	+	—	++	—
Merremia tridentatus L. (=*Ipomoea tridentata* Roth)	+	—	—	—
Cucurbitaceae				
Melothria sp.	+	—	++	—
Trichosanthes sp.	++	—	—	—
Cycadaceae				
Cycas rumphii Miq.	++	—	—	—
Cyperaceae				
Cyperus lanatus Ruiz (=*Fimbristylis diphylla* Vahl.)	++	—	—	—
Fimbristylis sp.	++	—	++	—
Mapania sp.	+	—	—	—
Scleria sp.	++	—	—	—

Продолжение

Растения	Комодо	Падар	Ринджа	Коде
Dioscoreaceae				
Dioscorea sp.	++	—	—	—
Ebenaceae				
Diospyros javanica Bakh.	+	—	—	—
D. malabarica Kostel. (=*D. discolor* Willd.)	+	—	—	—
D. montana Roxb.	++	—	—	—
Euphorbiaceae				
Acalypha indica L.	++	—	++	—
Breynia sp.	++	++	++	—
Bridelia stipularis Blume	+	++	++	—
Croton sp.	—	—	—	++
Drypetes sp.	++	—	—	—
Euphorbia hirta L.	++	++	—	—
Enphorbia sp.	+	++	—	—
Excoecaria agallocha L.	++	—	++	++
Gymnosporia sp.	++	—	—	—
Jatropha curcas L.	+	—	—	—
Mallotus philippinensis Meull.	++	—	—	—
Phyllanthus sp.	—	—	++	—
Ricinus communis L.	++	—	—	—
Sumbaviopsis sp.	++	—	—	—
Flacourtiaceae				
Casearia grewiaefolia Vent.	+	—	++	—
Flacourtia inermis Roxb.	++	—	++	++
Flagellariaceae				
Flagellaria indica L.	+	—	—	—
Gentianaceae				
Swertia sp.	—	++	—	—
Gramineae (=Poaceae)				
Apluda sp.	++	—	—	—
Brachiaria sp. (*Panicum* sp.)	++	—	—	—
Chloris barbata Sw.	+	++	++	—
Chloris sp.	+	—	—	—
Dactyloctenium sp. (=*Eleusine* sp.)	++	++	—	—
Eragrostis sp.	++	—	—	—
Eulalia sp. (=*Pollinia* sp.)	++	—	—	—
Garnotia sp.	—	++	—	—
Gigantochloa sp.	++	—	—	—
Heteropogon hirtus Pers. (=*H. contortus* Beauv. ex Roem. et Schult.)	+	—	++	—
Imperata cylindrica (L.) Beauv.	+	—	—	—
Oplismenus compositus Beauv.	+	—	—	—
Rotteboellia sp.	++	—	—	—
Setaria adhaerens (Forsk.) Chiov.	+	++	—	—
Spinifex littoreus Merr.	+	++	++	++
Themeda frondosa (L.) Merr.	+	++	—	—
Th. villosa (Poir.) A. Camus	+	—	—	—
Themeda sp.	+	—	—	—
Labiatae (=Lamiaceae)				
Hyptis suaveolens Poit.	++	—	—	—
Leucas javanica Benth.	+	—	++	—
Ocimum sanctum L.	+	—	++	++
Lauraceae				
Cassytha filiformis L.	+	—	++	—
Litsea sp.	++	—	—	—

Продолжение

Растения	Комодо	Падар	Ринджа	Коде
Leguminosae				
Acacia sp.	++	—	—	—
Acacia sp.	++	—	—	—
Acacia sp.	++	—	—	—
Adenanthera pavonina L.	+	—	—	—
Albizzia lebbek Benth.	+	++	++	—
Bauhinia binata Blanco	+	++	—	—
B. malabarica Roxb.	+	—	—	—
Caesalpinia bonducella Fleming	+	—	—	—
C. crista L.	++	—	++	—
C. jayabo Maza	++	—	++	—
C. sappan L.	+	—	—	++
Canavalia maritima Thou. (=*C. obtusifolia* DC.)	+	—	++	—
Cassia fistula L.	++	—	++	—
C. javanica L.	+	—	++	—
Crotalaria retusa L.	+	—	++	—
Cynometra ramiflora L.	+	—	++	—
Derris scandens Benth.	+	—	++	—
Desmodium lasiocarpum DC. (=*D. latifolium* DC.)	+	—	—	—
Entada phaseoloides Merr.	+	—	—	—
Erythrina lithosperma Blume	++	—	—	—
Indigofera linifolia Retz.	++	++	++	++
Ormosia sp.	++	—	—	—
Pithecellobium umbellatum Benth.	+	++	++	—
Pongamia pinnata Merr.	++	—	++	—
Psoralea corylifolia L.	+	++	++	—
P. tamborensis Miq.	+	++	++	—
Sesbania javanica Miq.	+	—	—	—
Tamarindus indica L.	+	++	++	++
Tephrosia sp.	++	—	—	—
Zornia diphylla Pers.	—	++	—	—
Loranthaceae				
Loranthus stenopetalus Oliver	+	—	—	—
Lythraceae				
Pemphis acidula Forst.	+	++	++	—
Malvaceae				
Abutilon atropurpureum G. Don	+	++	++	++
A. auritum Sweet	+	—	—	—
A. crispum Sweet	+	—	—	++
A. muticum Sweet	+	—	++	—
Gossypium purpurascens Poir. (=*G. arborescens* L.)	+	++	—	—
Hibiscus suranensis L.	+	—	—	++
H. tiliaceus L.	+	—	++	—
Hibiscus sp.	++	—	—	—
Malvastrum spicatum A. Gray	+	—	—	—
Sida acuta Burm.	++	—	—	—
S. cordifolia L.	++	—	—	—
S. thyrsiflora Miq.	—	—	++	—
Thespesia populnea Soland.	+	++	++	—
Urena lobata L.	++	—	—	—
Meliaceae				
Aglaia sp.	+	—	++	—
Amoora aphanamyxis Schult.	++	—	++	—
Dysoxylum sp.	+	—	—	—
Melia azedarach L.	+	—	++	—
Xylocarpus moluccensis M. Roem.	+	—	++	—
Menispermaceae				
Stephania sp. (*S. capitata*?)	++	—	—	—

Продолжение

Растения	Комодо	Падар	Ринджа	Коде
Moraceae				
Artocarpus integrifolia L.	++	—	—	—
Cudrania spinosa Koord.	++	—	++	—
Ficus benjamina L.	++	—	++	—
F. depressa Benth.	+	—	—	—
F. drupacea Thunb.	+	—	—	—
F. infectoria Roxb.	++	—	—	—
F. variegata Blume	+	—	—	—
Ficus sp.	++	—	++	—
Myrsinaceae				
Aegiceras sp. (*A. corniculatum* Blanco)	++	—	—	—
Ardisia sp.	+	—	—	—
Maesa sp.	—	—	++	—
Myrtaceae				
Belvisia sp. (=*Napoleona* sp., *N. imperialis*?)	++	—	—	—
Eugenia zeylanica Wight	++	—	—	—
Fugenia sp.	+	++	—	—
Planchonia timorensis Blume	+	—	++	—
Nyctaginaceaê				
Nyctaginia sp.	++	—	—	—
Olacaceae				
Olax sp.	++	—	—	—
Opiliaceae				
Opilia amentacea Roxb.	+	—	++	—
Onagraceae				
Jussieua linifolia Vahl	+	—	—	—
Orchidaceae				
Dendrobium faciferum J. J. Smith	+	—	—	—
Dendrobium sp.	+	—	++	—
Vanda limbata Blume	+	—	++	—
Oxalidaceae				
Biophytum sensitivum DC.	+	—	—	—
Palmae (=Arecaceae)				
Arenga pinnata Merrill	++	—	—	—
Borassus sundaicus Becc.	+	—	++	—
Calamus rotang L.	++	—	—	—
Corypha utan Lam.	++	—	++	—
Pandanaceae				
Pandanus sp.	++	—	—	—
Pandanus sp.	++	—	—	—
Passifloraceae				
Adenia (*Modecca*) *heterophylla* Blume	+	—	—	—
Pedaliaceae				
Josephinia imperatricis Vent.	+	—	++	—
Pittosporaceae				
Pittosporum timorense Blume	++	—	—	—

Продолжение

Растения	Комодо	Падар	Ринджа	Коде
Plumbaginaceae				
Plumbago zeylanica L.	++	—	—	—
Polygalaceae				
Polygala chinensis L.	++	++	—	—
Portulacaceae				
Portulaca sp.	++	—	—	++
Rhamnaceae				
Ventilago sp.	++	—	—	—
Zizyphus horsfieldii Miq.	+	—	++	—
Z. jujuba Lam.	+	++	++	++
Z. mauritiana Lam.	+	—	++	—
Rhizophoraceae				
Ceriops candolleana Arn.	+	—	++	—
Rhizophora mucronata Lam.	+	++	++	++
Rubiaceae				
Guettarda speciosa L.	—	—	++	—
Ixora timorensis Decne.	+	—	—	—
Morinda tinctoria Roxb.	+	++	—	—
Nauclea orientalis Willd.	+	—	—	—
Palassia sp.	—	—	—	++
Randia aculeata L.	++	—	++	++
Rutaceae				
Acronychia trifoliolata Zoll. et Mor.	++	—	—	—
Citrus limonum Risso (=*C. medica* L.)	++	—	—	—
Clausena sp.	++	—	—	—
Murraya exotica L.	+	—	++	—
Paramignya sp.	+	—	—	—
Salvadoraceae				
Azima sarmentosa Benth. et Hook.	+	++	++	++
Sapindaceae				
Arytera littoralis Blume	++	—	++	—
A. xerocarpa (Blume) Adelb.	+	—	++	—
Dodonaea viscosa Jacq.	—	—	++	—
Erioglossum edule Blume	+	—	—	—
Schleichera oleosa Merrill	+	++	++	—
Sapotaceae				
Bassia malacceensis H. J. Lam.	+	—	—	—
Planchonella obovata Pierre	—	—	++	—
Palaquium sp.	—	—	++	—
Scrophulariaceae				
Scrophularia sp.	++	—	—	—
Simarubaceae				
Harrisonia brownii A. Juss.	+	—	++	—
Solanaceae				
Datura metel L.	++	++	++	—
Solanum aculeatissimum Jacq.	++	—	—	—
S. ferox L.	+	—	—	—
S. junghuhnii Miq. (=*S. indicum* L.)	+	—	—	—
S. verbascifolium L.	+	++	—	—

Продолжение

Растение	Комодо	Падир	Ринджа	Коде
Sonneratiaceae				
Sonneratia alba Sm.	+	—	++	—
Sterculiaceae				
Helicteres angustifolia L.	++	—	++	—
H. isora L.	+	—	++	—
Heritiera littoralis Ait.	—	—	++	—
Kleinhovia hospita L.	—	—	++	—
Melochia sp.	++	—	—	—
Pterospermum acerifolium Willd.	+	++	++	—
P. diversifolium Blume	+	++	++	—
Sterculia foetida L.	+	—	++	—
S. urceolata Sm.	+	—	++	—
Taxaceae				
Podocarpus blumei Endl.	++	—	—	—
Thymelaeaceae				
Phaleria sp.	++	—	—	—
Wikstroemia sp. (*W. viridiflora?*)	++	—	—	—
Tiliaceae				
Colona scabra Burret	+	—	—	—
Columbia sp.	—	—	++	—
Elaeocarpus sp.	++	—	—	—
Grewia sp.	+	—	++	++
Schoutenia ovata Korth.	+	++	++	++
Ulmaceae				
Trema orientalis Blume	++	—	—	—
Umbelliferae (=Apiaceae)				
Centella asiatica Urban	++	—	—	—
Urticaceae				
Fatoua villosa Nakai	—	++	—	—
Parasponia parviflora Miq.	+	—	—	—
Verbenaceae				
Avicennia alba Blume (*A. officinalis* L.)	+	—	—	—
Callicarpa sp.	++	—	++	—
Clerodendron inerme Gaerth.	+	++	++	++
Gurelina asiatica L.	++	—	—	—
Premna opulifolia Miq.	++	—	—	—
Vitex negundo L.	+	—	++	++
V. quinata Druce	++	—	—	—
Vitaceae				
Cissus nodosa Blume	++	—	—	—
Tetrastygma lanceolatum Planch.	++	—	—	—
Zingiberaceae				
Curcuma xanthorrhiza Roxb.	++	—	—	—
Zygophyllaceae				
Zygophyllum sp.	—	++	—	—

ТОМ 50 *БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ* *1965, № 8*

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22

О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВБО В 1964 ГОДУ

(Годичное общее собрание ВБО 20 апреля 1965 г.)

20 апреля текущего года состоялось традиционное годичное общее собрание Всесоюзного ботанического общества под председательством президента ВБО чл.-корр. АН СССР Е. М. Лавренко.

С отчетным докладом о работе Общества в 1964 г. выступил ученый секретарь А. А. Юнатов.

Докладчик подчеркнул, что истекший отчетный год характеризовался значительным улучшением обстановки, в которой проходило развитие нашей отечественной биологии. Теперь оказались преодоленными путы догматизма, администрирование и навязывание одного мнения, объявлявшегося единственно правильным в науке, которые сковывали инициативу и широту творчества биологов.

Докладчик напомнил собравшимся, что Всесоюзное ботаническое общество через свой печатный орган «Ботанический журнал» с начала 50-х годов активно выступало против ненормального положения в биологии, сложившегося в результате культа личности Т. Д. Лысенко. Журнал организовал на своих страницах обсуждение дискуссионных вопросов по проблеме вида и видообразования, давал отпор невежественным и ненаучным взглядам. Однако в результате административного нажима в конце 1958 г. без ведома Совета ВБО активно работавшая редколлегия «Ботанического журнала» была незаслуженно отстранена от своих обязанностей, велась линия на отрыв нашего печатного органа от Общества, в течение нескольких лет положение «Ботанического журнала» было весьма тяжелым.

Теперь все это позади. Решением Президиума АН СССР, состоявшимся в декабре прошлого года, в состав редколлегии вновь введены все прежние ее члены, обсуждены важнейшие очередные задачи, стоящие перед журналом.

Таким образом, сейчас создана спокойная и деловая атмосфера, в которой будет успешно развиваться творчество ученых-биологов. В отчетном году расширились возможности активизации деятельности нашей добровольной корпорации ученых-ботаников — Всесоюзного ботанического общества.

III Делегатским съездом ВБО было принято решение о новом уставе Общества, в котором более широко и полно определялась и оформлялась деятельность ВБО и его отделений. Ныне проект устава утвержден Президиумом Академии наук СССР. Таким образом, наше Общество теперь уже действует на основании нового устава, предусматривающего новую структуру руководящих органов Общества и повышение роли и значения его региональных отделений, получивших в уставе особый статус.

В отчетном году деятельность Общества являлась предметом обсуждения бюро Отделения общей биологии АН СССР. В решении по отчетному докладу ученого секретаря ВБО бюро ООБ поручило нашему Обществу разработку некоторых важных вопросов ботанической жизни, как например подготовку предложений по коренному улучшению преподавания ботаники и биологии в средней школе, по анализу состояния и разработке необходимых мер по подготовке ботанических кадров у нас в стране.

За отчетный период достаточно активно работал Президиум Общества. Известной направленности в его деятельности способствовало то обстоятельство, что в начале был довольно детально разработан перспективный план работы ВБО на 1964—1965 гг. и особый перечень симпозиумов и совещаний, проводимых ВБО совместно с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР.

Президиум ВБО считал своим долгом, во-первых, активнее выступать от имени ВБО по вопросам, волнующим нашу научную общественность В этой связи следует указать, что ВБО оперативно откликнулось на выступления в «Комсомольской правде» по поводу необходимости решительного улучшения преподавания биологии и ботаники в средней школе. Результатом наших обращений в Министерство просвещения и АПН

РСФСР (с копией в «Комсомольскую правду») было то, что в предметную комиссию по биологии включены наши представители и что Ботаническому обществу поручено разработать проект программы по ботанике (над которым уже проведена большая работа активом научно-педагогической секции).

Далее Президиум ВБО считал необходимым активно поддержать мероприятия, направленные на защиту наших заповедников и улучшение их деятельности. ВБО обратилось с предложениями в Отделение общей биологии и Президиум Украинской академии наук о защите Асканийского заповедника от посягательств хозяйственных организаций, о мерах по сохранению существующих там уникальных степных ценозов юга и о создании особого научно-исследовательского института, имеющего целью углубленное изучение и рациональное использование природных богатств Аскании-Нова.

ВБО подняло также голос протеста против уничтожения лесов Кавказского заповедника, соответствующие обращения были посланы в Совет Министров РСФСР и «Комсомольскую правду». Сейчас уже есть решение директивных организаций о прекращении посягательств на Кавказский заповедник. Были также посланы по ходатайству местных отделений Общества обращечия в соответствующие организации от имени ВБО: о создании Жигулевского и Северо-Донского заповедников, организации ботанического сада в Кировабаде (Азербайджанской ССР) и т. д.

Микологическая секция ВБО возбудила важный вопрос о необходимости расширения научных исследований в области микологии и соответственном усилении подготовки научных кадров; Президиум ВБО обратился с соответствующими представлениями в Президиум АН СССР, Министерство сельского хозяйства и Министерство высшего и среднего образования.

В последнее время Секция лесоведения специально обсуждала вопрос о состоянии лесного хозяйства у нас в стране и решила обратиться с рядом предложений в вышестоящие инстанции.

В отчетном году Президиум ВБО осуществил несколько мероприятий, вносящих большую плановость в нашу работу. Это нашло свое выражение в разработке двухлетнего перспективного плана деятельности ВБО, где намечены меры по реализации решений III Делегатского съезда ВБО. Затем по согласованию с Ботаническим институтом АН СССР был намечен и утвержден Секцией химических и биологических наук АН СССР план проведения симпозиумов и совещаний на 1964—1965 гг. Кроме того, Президиум разработал план изданий Общества на ближайшие годы и представил его в Редакционно-издательский совет (РИСО) АН СССР.

Реализуя намеченную программу, Всесоюзное ботаническое общество провело в отчетный период несколько важных совещаний и готовит еще некоторые. Комиссия по болотоведению в декабре прошлого года провела очень интересный симпозиум, посвященный актуальным вопросам болотоведения и применению новейших методов в исследовании болот. Симпозиум привлек большое количество участников и имел безусловно всесоюзное звучание. Совместно со своим Эстонским отделением ВБО провело интересную конференцию по ботанической географии и геоботанике в г. Тарту, посвященную памяти Николая Ивановича Кузнецова. Комиссия по изучению высокогорий организовала вместе со Львовским отделением Украинского ботанического общества хорошо прошедшую ботаническую экскурсию по Карпатам, закончившуюся обсуждением некоторых проблем высокогорной растительности. ВБО приняло участие в прошедшей год тому назад конференции по биокомплексам в Узбекистане, проанализировавшей интересные стационарные работы по изучению и преобразованию пустынной растительности в Узбекистане и Туркмении.

Секция флоры и растительности провела небольшой двухдневный симпозиум, посвященный применению математических методов в систематике растений.

Всесоюзное ботаническое общество подготовило проведение II Совещания по экспериментальной геоботанике, которое, состоялось в мае месяце с. г. и привлекло к себе большое внимание.

Комиссия по высокогорьям совместно с Академией наук Киргизской ССР организует III Совещание по проблеме изучения и использования высокогорной растительности; этот симпозиум будет сопровождаться большой экскурсионной поездкой по Тянь-Шаню.

Президиум ВБО уделял довольно много внимания научно-организационным вопросам, связанным с деятельностью Общества и его отделений. Специально был рассмотрен вопрос об улучшении работы секций и комиссий центральной организации Общества в Ленинграде. Заслушана информация об их деятельности и намечены соответствующие мероприятия. Президиум ВБО систематически на своих заседаниях слушал отчеты секций и комиссий. В отчетном году был обсужден доклад о деятельности Украинского ботанического общества, микологической, научно-педагогической секций и секции физиологии и биохимии.

Осуществлены меры, связанные с активизацией деятельности комиссии по просмотру учебников и учебных руководств и по истории флоры и растительности. Приняты решения о создании новой комиссии по цитологии и генетике, комиссии по ботанической терминологии и номенклатуре, комиссии по проблеме новообразований на растениях и биологии их возбудителей.

Президиум ВБО и специально уполномоченные члены Президиума основательно занимались подготовкой к участию советских ботаников в X Международном ботаническом конгрессе. В результате в тезисах докладов Конгресса было помещено 144 сообщения советских ученых, была сформирована делегация, правда, не столь представительная, как это следовало бы. Президиум ВБО заслушал и подробно обсудил

результаты деятельности советской делегации на Конгрессе и обратился с рядом предложений в Отделение общей биологии АН. Участники конгресса дважды выступали на общих собраниях Общества со своими отчетами и впечатлениями.

Исходя из нового устава Совет Всесоюзного ботанического общества направляет деятельность Общества в перерыве между его съездами. За отчетный период Совет собирался дважды, в начале 1964 и в 1965 гг. Оба раза его заседания совпадали с сессиями координационного Научного совета по проблеме «Растительный мир». Совет Общества обсуждал следующие важнейшие вопросы:

о мероприятиях по улучшению деятельности ВБО в связи с решениями ЦК КПСС и Совета Министров по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой,

о состоянии и мерах по улучшению деятельности «Ботанического журнала»,

об улучшении преподавания ботаники в средней школе и разработке новой учебной программы.

о проведении 50-летнего юбилея Общества.

Советом Общества были также рассмотрены некоторые организационные вопросы, в частности вопросы, связанные с вовлечением в ряды ВБО большего числа ботаников, особенно научной молодежи. В связи с этим следует отметить довольно значительный рост нашего Общества за истекшее время. По имеющимся данным, на 15 апреля с. г. количество членов ВБО составляет теперь 4126 человек. За отчетный период, т. е. с 1 января 1964 г., принято 411 членов, и таким образом за один год наше Общество по численности увеличилось на 10%, не считая того, что по разным причинам за это же время выбыло из состава ВБО 89 человек.

Президиум ВБО, имея в виду указание III Делегатского съезда о расширении влияния Общества, стремился поощрить там, где это возможно, объединение местных ботанических сил в отделения нашего Общества. За отчетный период создано 4 новых отделения: Башкирское, Таджикское, Амурское (в г. Благовещенске) и Бурятское. Сейчас подготавливается вопрос о создании еще нескольких отделений в тех городах, где это целесообразно по наличию членов ВБО и потенциальным возможностям роста.

Следует хотя бы кратко остановиться на характеристике деятельности отделений Общества. Работа их, как известно, очень разнообразна и плодотворна. Мы имели возможность ознакомиться на заседании Президиума с отчетным докладом председателя Украинского ботанического общества Д. К. Зерова, в котором отразился большой размах работы украинских ботаников, объединенных в этой крупнейшей организации ВБО; доклад касался научных заседаний, издательской деятельности, консультаций по разнообразным вопросам и научной пропаганды ботанических знаний.

Следует также подчеркнуть хорошую организацию работы Белорусского отделения ВБО, имеющего в своем составе 15 групп при разных научных и учебных центрах. Отделение систематически издает ежегодные сборники работ членов ВБО и ведет очень большую лекционную работу.

Особо надо поздравить наше Томское отделение с большим событием — завершением в отчетном году издания «Флоры Западной Сибири» П. Н. Крылова и дополнений к ней. Надо подчеркнуть, что это издание целиком выполнено под эгидой Томского отделения, его силами и средствами.

Эстонское отделение Общества в текущем году очень успешно провело конференцию в Тарту, посвященную памяти Н. И. Кузнецова.

Ставропольское отделение ВБО организовало силами членов Общества цикл лекций, посвященных актуальным вопросам генетики.

Судя по представленным отделениями материалам, за отчетный период проведено большое количество научных заседаний, расширилась пропагандистская деятельность отделений, оказывалась все возрастающая помощь педагогам-биологам и школам в постановке преподавания ботаники, увеличилось издание научных и научно-популярных работ на местах.

Президиум Общества стремился установить более тесную связь с действующими в настоящее время 43 отделениями Общества не только путем переписки, но и в порядке расширения личных контактов. За отчетный период состоялись выезды членов Президиума ВБО на места — в Сибирь, на Украину и в республики Средней Азии для знакомства с состоянием работы отделений и оказания необходимой помощи.

К сожалению, не все отделения работали с должной активностью. Нас долгое время беспокоило состояние дел в одном из крупнейших отделений — Московском, где руководство оказалось очень ослабленным. Президиум предпринимал неоднократные попытки стимулировать работу отделения. Наконец, в начале этого года удалось провести перевыборы Совета этого отделения, и есть надежда, что вновь избранное руководство обеспечит необходимый перелом. Ослабили свою работу такие отделения ВБО, как Юго-восточное, Карельское, Красноярское. По-видимому, Президиуму ВБО следует еще основательнее укрепить связи с периферией и добиться более активной деятельности некоторых отделений.

За отчетный период секции и комиссии центральной организации Общества провели большую и интересную работу. Систематически проводили научные заседания наши основные секции и комиссии: Флоры и растительности, Культурных растений, Альгологическая и Микологическая, Морфологии и анатомии, Физиологии и биохимии, Лесоведения и дендрологии, Болотоведения. Стационарная комиссия после некоторого спада в своей деятельности возобновила научные заседания и заслушала несколько интересных сообщений. В прошлом году возобновила свою работу Комиссия по просмотру учебников и учебных руководств для высшей школы. Она провела два заседания, на которых были рассмотрены американские учебные руководства по экологии, а также учебники по геоботанике и биогеографии А. П. Шенникова и А. Г. Воронова. Результаты прошедших обсуждений будут опубликованы в «Ботаническом журнале».

Научно-педагогическая секция в последнее время много работает над определением объема ботанических знаний для средней школы и созданием проекта учебной программы. Эта работа оказалась очень сложной, поскольку необходимо подойти с новых позиций к преподаванию биологии и ботаники в общеобразовательной школе, согласовать разные точки зрения и установить должное взаимопонимание между специалистами-ботаниками и методистами. Секция разработала уже несколько вариантов программ, эти программы горячо обсуждались и критиковались. Все же работа на первом этапе подходит к некоторому завершению, и вскоре президиум ВБО будет рассматривать последний вариант программы, после чего она будет разослана отделениям для широкого обсуждения.

Созданная по решению III Съезда ВБО комиссия по классификации растительности начала активно работать. Она провела совместно с Научным семинаром Отдела геоботаники БИН ряд заседаний, на которых обсуждались принципы классификации и конкретные разработки этой проблемы.

Возобновила также свою деятельность ранее весьма активная комиссия по истории флоры и растительности. Она обсудила некоторые организационные вопросы, направленные на развитие исследований в этом направлении, на подготовку издания «Ареал», заслушала доклады, посвященные основным вопросам географии и истории флоры и растительности аридных и арктических районов СССР.

Прошло также за отчетное время несколько общих собраний центральной организации ВБО. На них были заслушаны отчетные доклады делегатов на X Международном ботаническом конгрессе. Два общих собрания, посвященных памяти Л. А. Иванова, были проведены совместно с Ленинградской лесотехнической академией; посуществу, это были очень интересные сессии с серией докладов, посвященных физиологии леса. Состоялось также Общее собрание ВБО и Ученого совета БИН, посвященное научному творчеству и общественной деятельности Н. И. Кузнецова; секция морфологии и анатомии провела заседание памяти основателя секции проф. В. Г. Александрова.

Активизировалась также деятельность редакционной коллегии «Ботанического журнала» — этой, по существу говоря, одной из ведущих секций нашего Общества. После того, как весной прошлого года был пересмотрен и укреплен состав редколлегии, а затем в конце года включились в работу ранее подвергшиеся дискриминации ее члены, перспективы работы «Ботанического журнала» значительно улучшились. Были решены на широкой коллегиальной основе организационные вопросы, определен состав кураторов, систематически обсуждаются подготавливаемые и выходящие номера. Президиум ВБО счел необходимым поставить отчет редколлегии журнала на расширенном заседании Совета в марте с. г. В результате получены многочисленные предложения по работе журнала и определены очередные задачи. Теперь «Ботанический журнал» намечает преодолеть имевший место известный самотек в публикации материалов, организует обсуждение проблемных вопросов современной ботаники, намечено проведение дискуссий, расширение информационного отдела, увеличение публикации критических обзоров и рецензий, подготовка специальных номеров к предстоящим юбилейным датам ВБО и БИНа. Есть все основания считать, что «Ботанический журнал» вскоре преодолеет трудную полосу своей деятельности и станет передовым органом советской ботанической науки.

К сожалению, мы еще не добились расширения издательской деятельности Общества (помимо «Ботанического журнала»). РИСО АН СССР пока неохотно идет на увеличение листажа для ВБО. Разработанный Президиумом ВБО перспективный план изданий еще не обеспечен возможностью реализации. Слишком долго задержалось печатание двух выпусков серии «Проблемы ботаники», содержащих материалы прошедшего в 1961 г. высокогорного совещания в Тбилиси. Совсем недавно вышел в свет том, посвященный физиологии высокогорных растений. А подготовленный ранее к печати редакцией и издательством общий том «Проблем ботаники» несколько раз снимался с печати и только в этом году включен в план редакционно-издательской подготовки. Нам предстоит удвоить наши усилия, чтобы продвинуть в печать результаты прошедших и предстоящих симпозиумов по болотоведению, по экспериментальной геоботанике и др.

Заказное двухтомное издание трудов III Делегатского съезда ВБО (объемом в 50 листов) после весьма сложной подготовки наконец ушло в производство, и надо надеяться, что к концу текущего года оно выйдет из печати.

За отчетный период вышли в свет два сборника, посвященные физиологии древесных растений, ботанический словарь Д. П. Викторова, один выпуск методической серии и готов к печати том библиографии работ по альгологии.

Осенью 1965 г. Всесоюзное ботаническое общество отметит 50-летие своего существования. Это — крупное событие в жизни советской ботаники. Предложено этот юбилей совместить с празднованием 250-летия старейшего ботанического учреждения нашей страны — Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР.

Президиум Общества утвердил план подготовительных мероприятий в связи с юбилеем. Намечено в юбилейные дни провести научную сессию Общего собрания с докладами от отделений Общества. Темы докладов и докладчики уже намечены. Запланировано также юбилейное заседание Совета ВБО, будет организована специальная выставка и проведены экскурсии. «Ботаническому журналу» предложено широко осветить эти важные даты.

Подводя итоги прошедшего отчетного года, можно заключить, что наше Общество постепенно расширяет и развивает свою деятельность. Есть все предпосылки для того, чтобы в будущем роль Всесоюзного ботанического общества в развитии советской биологической науки стала еще более значительной.

По поручению ревизионной комиссии с докладом о проверке научной, организационной и финансовой деятельности Общества на III Съезде ВБО выступил председатель Ревизионной комиссии М. Я. Школьник. Комиссия отметила, что за указанный период усилилась направляющая и координирующая деятельность Президиума и Совета общества, научно-организационная работа ВБО протекала нормально. Проверка финансовой деятельности Общества показала, что последняя осуществляется в строгом соответствии с постановлениями Президиума ВБО, расходование средств осуществляется целесообразно.

Выступавшие в прениях по докладам действительные члены ВБО О. В. Заленский, Е. Г. Бобров, М. С. Яковлев, В. В. Сахаров положительно оценили работу Общества и его исполнительных органов в отчетном году и внесли ряд ценных предложений по улучшению деятельности ВБО.

В заключение, с обширной и очень интересной годичной речью на тему: «Пути эволюции культурных растений и ее перспективы для человечества» выступил член Президиума ВБО, председатель Секции культурных растений академик ВАСХНИЛ П. М. Жуковский. По установившейся традиции доклад Жуковского будет напечатан в одном из ближайших номеров «Ботанического журнала».

Ученый секретарь ВБО *А. А. Юнатов.*

VOL. L № 8

AUGUST 1965

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

E. G. Bobrov. On the origin of the flora of the Old World deserts as illustrated by the genus *Nitraria* L. (2 textfigures) 1053

G. D. Pashkov. The discovery of new plants of the Sarmatian flora in the Western Cis-Caucasian Area (5 textfigures, 4 plates) 1068

V. A. Vereshchagina. The ecology of flowering and pollination of *Oxalis acetosella* L. (8 textfigures, 1 plate) 1078

M. A. Albitzkaya. Contamination of the soil of the artificially planted *Quercus* and *Robinia* stands in the zone of the ordinary chernozem of the Ukrainian S.S.R. (Comissarovskiy Forest) 1092

E. S. Teriokhin and **G. I. Ivanova.** A contribution to the taxonomy of the Caucasian broom-rapes (*Orobanche* L. spp.) (1 textfigure) 1105

REPORTS 1113

E. F. Kutuzkina. A find of *Epimedium* (*Berberidaceae*) in the Sarmatian deposits of the North Caucasus (1 plate) (1113) — **N. G. Kharin.** The reflective capacity of some plants and plant communities (8 textfigures) (1115) — **I. V. Katrushenko.** On the photosynthetic adaptation to light of the perennial needles of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) saplings (1 textfigure) (1119). — **V. B. Kuvayev.** The concepts of holo- and coeno-area as exemplified by some medicinal plants (3 textfigures) (1121). — **I. N. Safronova.** On the distribution and ecology of *Caragana bongardiana* (F. et Mey) Pojark (3 textfigures) (1126). — **G. K. Smyk.** *Quercus petraea* Liebel in the woodlands of the Zhitomir Region (1 textfigure) (1130). —**A. A. Nikitina.** Teratology of the flower of the mulberry variety «Tajik seedless» (3 textfigures) (1132). — **V. G. Grif.** New chromosome numbers of some flowering plants (1133). — **I. O. Baytullin.** Root systems of some dominant plants of the desert associations (1 textfigures) (1135). — **N. T. Skvortzova.** A contribution to the morphology of the genus *Hamamelis* (2 textfigures) (1143).

REVIEWS 1149

V. Masing, Kh. Trass and **T. E. Frey.** American textbooks and manuals on the methods of geobotanical field studies (1149). — **D. B. Lebedev.** *V. F. Korjakina.* Characteristic features of the growth and development of perennial forage plants. 1964 (1154).

SURVEY OF LITERATURE 1157

M. D. Joffe and **G. J. Zhukova.** The culture of excised embryos of angiosperms on an artifical nutrient medium (1 textfigure, 1 plate) (1157).

PERSONALIA 1183

M. I. Kotov. Andrey Ivanovich Barbarich (for his 60th birthday) (1 portrait) (1183).

BOTANICAL TRAVELS 1185

S. G. Saakov. On the flora and vegetation of Comodo Island (Indonesia) (5 textfigures) (1185).

AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R. 1199

A. A. Yunatov. On the work of the Botanical Society of the U.S.S.R. during 1964 (the annual meeting of the Botanical Society of the U.S.S.R. held on April 20, 1965) (1199).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Е. Г. Бобров. О происхождении флоры пустынь Старого Света в связи с обзором рода *Nitraria* L. (С 2 рис.) 1053

Г. Д. Пашков. Находки новых растений сарматской флоры Западного Предкавказья (С 5 рис. и 4 табл. рис.) 1068

В. А. Верещагина. Экология цветения и опыления *Oxalis acetosella* L. (С 8 рис. и 1 табл. рис.) 1078

М. А. Альбицкая. Засоренность почвы белоакациевых и дубовых искусственных насаждений зоны обыкновенного чернозема УССР (Комиссаровский лес). 1092

Э. С. Терехин и **Г. И. Иванова.** К систематике кавказских заразих (С 1 рис.) 1105

СООБЩЕНИЯ 1113

Е. Ф. Кутузкина. Находка *Epimedium* (*Berberidaceae*) в сарматских отложениях Северного Кавказа (С 1 табл. рис.) (1113). — **Н. Г. Харин.** Отражательная способность некоторых растений и растительных сообществ (С 8 рис.) (1115). — **И. В. Катрушенко.** О фотосинтетической адаптации многолетней хвои подроста ели *Picea abies* (L.) Karst. к свету (С 1 рис.) (1119). — **В. Б. Куваев.** Понятия голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений (С 3 рис.) (1121). — **И. Н. Сафронова.** О распространении и экологии *Caragana bongardiana* (Fisch. et Mey.), Pojark. (С 3 рис.) (1126). — **Г. К. Смык.** Дуб скальный *Quercus petraea* Liebel. в житомирском Полесье (С 1 рис.) (1130). — **А. А. Никитина.** Тератология цветка шелковицы *Morus alba* L. 'Таджикская бессемянная' (С 3 рис.) (1132). — **В. Г. Гриф.** Новые хромосомные числа цветковых растений (1133). — **Н. О. Байтулин.** Корневые системы некоторых доминантов пустынных группировок Эмбенского плато (С 1 рис.) (1135). — **Н. Т. Скворцова.** К морфологии рода *Hamamelis* L. (с 2 табл. рис.) (1143).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1149

В. Мазинг, Х. Трасс и **Т. Э. Фрей.** Американские учебные пособия по методике полевых геоботанических работ (1149). — **П. В. Лебедев.** *В. Ф. Корякина.* Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. 1964 (1154).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 1157

М. Д. Иоффе и **Г. Я. Жукова.** Культура изолированных зародышей покрытосемянных растений на искусственной среде (С 1 рис. и 1 табл. рис.) (1157).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1183

М. И. Котов. Андрей Иванович Барбарич (К 60-летию со дня рождения) (С 1 портретом) (1183).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ 1185

С. Г. Сааков. О флоре и растительности о. Комодо в Индонезии (С 5 рис.) (1185).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1199

А. А. Юнатов. О деятельности ВБО в 1964 году (Годичное общее собрание ВБО 20 IV 1965) (1199).

Подписано к печати 28 VII-1965 г. М-29804. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$. Печ. л. $9^{1}/_{2}$ + 6 вкл. = 13.01 усл. печ. л. Бум. л. $4^{3}/_{4}$ л. Уч.-изд. л. 17.91. Тираж 2825 Заказ 297.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, дом 12.